Pachypleurosaurus edwardsi, Cornalia sp.

Osteologie - Variationsbreite - Biologie

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

RAINER ZANGERL

VON WINTERTHUR

Begutachtet von Prof. Dr. B. PEYER

ZÜRICH 1935

Ausgeführt und herausgegeben
mit Unterstützung der „Georges und Antoine Claraz-Schenkung"

Serie Zoologie No. 49

Buchdruckerei E. Birkhäuser & Cie., Basel

1935

Sonderabdruck aus den
Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft
Vol. LVI, Basel 1935

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

I. Vorwort.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit, welche im Frühjahr 1933 begonnen wurde, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. B. Peyer. Ich möchte Herrn Prof. Peyer meinen herzlichsten Dank aussprechen für alles, was er mir während des Studiums an Anregungen und Hilfestellung zu Teil werden liess, vor allem auch dafür, dass er mir ein so wertvolles, schönes Material zur selbständigen Verarbeitung anvertraute, und mich in die Technik des Grabens und der Präparation einführte. Alle bearbeiteten Fossilien sind Eigentum des Zoologischen Museums der Universität Zürich, das sie den grossen Aufwendungen der „Georges und Antoine Claraz-Schenkung" für die Tessiner Fossiliengrabung des Museums verdankt. Auch bei der Herausgabe der Arbeit habe ich von seiten der „Georges und Antoine Claraz-Schenkung" wertvolle Unterstützung erfahren. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle dem Kuratorium insgesamt, sowie dem Kuratoriumsmitgliede Herrn Prof. Dr. Karl Hescheler insbesondere aufs Beste zu danken. Meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. K. Hescheler bin ich überdies zu grossem Dank verpflichtet für die Möglichkeit der Benützung der Bibliothek und des Laboratoriums des Zoologischen Institutes, sowie für die sonstige Förderung meiner Arbeit. Weiterhin möchte ich Herrn Prof. Dr. H. R. Schinz, dem Direktor des Röntgeninstitutes des Zürcher Kantonsspitales für die zahlreichen Röntgenaufnahmen, welche für unser Institut angefertigt werden konnten, meinen aufrichtigen Dank sagen, ebenso Herrn Prof. Dr. med. H. v. Meyenburg, dem derzeitigen Rektor der Universität Zürich. Ich verdanke Herrn Prof. v. Meyenburg die Möglichkeit der Durchsicht einer Reihe von Präparaten aus dem Pathologischen Institut und wertvolle Ratschläge und Richtlinien für die Behandlung des Abschnittes „Pachyostose und Osteosklerose".

In den Osterferien 1934 war es mir vergönnt, eine Reise nach München, Stuttgart und Tübingen durchzuführen, um in den dortigen Museen die Fossilreste von Pachypleurosaurus, Neusticosaurus und anderer Sauropterygier einzusehen; ich möchte nicht unterlassen, Herrn Prof. Dr. F. Broili, Direktor der bayrischen palaeontologischen Staatssammlung, Herrn Dr. F. Berckhemer, Hauptkonservator am Naturalienkabinett in Stuttgart und Herrn Prof. Dr. F. v. Huene, Professor am geologisch-palaeontologischen Institut der Universität Tübingen für die herzliche Aufnahme meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ferner möchte ich meinen Eltern meinen aufrichtigsten Dank sagen dafür, dass sie mir das Studium ermöglichten, und allen denjenigen, welche direkt oder indirekt zur Durchführung dieser Arbeit beigetragen haben.

Rainer Zangerl.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507203_0008

II. Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Vorwort 1
II. Inhaltsverzeichnis 3
I. Einleitung und Bemerkungen zum Material und zur Literatur 5
II. Präparation, Untersuchungstechnik 7
III. Osteologie 8
1. Schädel 8
2. Wirbelsäule 17
a) Regionen der Wirbelsäule 17
b) Halswirbelsäule 19
c) Rumpf-Lendenwirbelsäule 25
d) Sacralwirbelsäule 26
e) Caudalwirbelsäule 27
f) Zygosphen-Zygantrumverbindung der Wirbel 28
g) Die Wirbelsäule als Ganzes 29
3. Rippen 31
a) Halsrippen 31
b) Rumpf-Lendenrippen 31
c) Sacralrippen 33
d) Caudalrippen 33
4. Gastralia 33
5. Haemapophysen 34
6. Schultergürtel 34
a) Scapula 35
b) Coracoid 36
c) Clavicula 36
7. Vorderextremität 37
a) Humerus 38
b) Radius 40
c) Ulna 40
d) Carpalia 41
e) Metacarpus 42
f) Phalangen 42
8. Beckengürtel 42
9. Hinterextremität 44
a) Femur 44
b) Tibia und Fibula 45
c) Tarsus 45
d) Metatarsus 46
e) Phalangen 46
IV. Integument 46
V. Kadaverstellung 47
VI. Pachyostose und Osteosklerose 48
VII. Variationsbreite 55
VIII. Systematik. Vergleich mit verwandten Formen 64

Seite

IX. Anpassungstypus 70
I. Ist Pachypleurosaurus ein Land- oder ein Wasserreptil? 70
II. Das Skelett als Anpassungsergebnis 71
a) Anpassung an die Bewegungsart: Schwimmen 71
b) Anpassung an den Aufenthaltsort 73
c) Anpassung an die Nahrungsweise 75
d) Anpassung an den Kampf mit Feinden und Artgenosssen 75
X. Zusammenfassung der Ergebnisse 76
Osteologie 76
Schädel 76
Wirbelsäule 76
Rippen 76
Gastralia 77
Haemapophysen 77
Schultergürtel 77
Vorderextremität 77
Becken 77
Hinterextremität 77
Hautreste 77
Kadaverstellung 77
Pachyostose und Osteosklerose 78
Variationsbreite 78
Systematik und Vergleich mit verwandten Formen 78
Anpassungstypus 78
Literaturnachweis 79
Curriculum vitae 81

Tabellen.

1—3 Absolute Längenmasse von: 4 mittleren Rumpfwirbeln, Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia, Fibula. Die Exemplare sind nach Fundstellen geordnet . . . . . 57—59
4 Absolute Längenmasse bei jungen Tieren von: 4 mittleren Rumpfwirbeln, Humerus, Femur G = Acqua del Ghiffo (Cava superiore), I = Cava inferiore 59
5 Absolute Längenmasse von Humerus und Femur. Nach steigenden Humeruslängen geordnet 60
6 Absolute Längenmasse von Radius und Ulna. Nach steigenden Humeruslängen geordnet 61
7 Variationstabelle der Wirbelzahlen 63

I. Einleitung und Bemerkungen zum Material und zur Literatur.

Das gesamte Material von Pachypleurosaurus, welches durch die Grabungen des zoologischen Museums der Universität Zürich (Direktor Prof. Dr. K. Hescheler) unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. B. Peyer geborgen werden konnte, umfasst ca. 500 Exemplare. Die Präparierarbeit dieses Materials erfordert eine Anzahl von Jahren. Da ich die Präparation grösstenteils allein bewältigen musste, war es mir nicht möglich, das gesamte Material in die Untersuchung einzubeziehen. Die Individuenzahl, welche der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegt, beträgt 105 Exemplare. Bei der Auswahl der Stücke war es notwendig, nach Möglichkeit Exemplare aus verschiedenen Fundstellen zu berücksichtigen.

Die Stratigraphie des Mte. San Giorgio-Gebietes wurde von A. Frauenfelder (1916) und B. Peyer (1931) diskutiert. Das Anisikum dieses Gebietes besteht zum grössten Teil aus Dolomit. Die obersten Horizonte dieser Stufe sind dadurch charakterisiert, dass zwischen die Dolomitbänke bituminöse Schiefer von geringer Mächtigkeit eingelagert sind. Diese Zone wurde von Frauenfelder (1916) als Grenzbitumenzone bezeichnet. Die charakteristischen marinen Reptilien des Grenzbitumenhorizontes sind die Mixosaurier; sie sind, soweit die bisherigen Feststellungen reichen, im San Giorgio-Gebiet auf diesen Horizont beschränkt. Wenige Dezimeter über der obersten Bank mit Mixosauriern finden sich die ersten Pachypleurosaurusreste in Gestalt von sehr zahlreichen, aber durchwegs schlechterhaltenen Skelettresten. Mixosaurier und Pachypleurosauriden kommen in der Tessiner Trias nicht gleichzeitig vor, sondern Pachypleurosaurus folgt auf Mixosaurus. B. Peyer hat deswegen (1931 und 1933) vorgeschlagen, das Ladinikum im Tessin mit dem erstmaligen Auftreten von Pachypleurosaurus anheben zu lassen. Die über 500 m mächtigen ladinischen Dolomite und Kalke des San Giorgio-Gebietes galten früher als nahezu fossilleer, bis durch die Grabungen des zoologischen Museums der Universität Zürich 1927 und in den folgenden Jahren eine reiche Wirbeltierfauna aufgedeckt wurde. Das weitaus häufigste Wirbeltier dieser Fauna ist Pachypleurosaurus. Pachypleurosaurus ist bisher im Gebiete des Mte. San Giorgio erst für den unteren Abschnitt des Ladinikums nachgewiesen worden. Ob die Gattung auch in den oberen Schichten des Ladinikums vorkommt, die bisher erst wenige Fischreste geliefert haben, muss weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben. Für die genauere Kenntnis der Stammesgeschichte der Pachypleurosauriden wäre es auch notwendig, eine möglichst genaue Altersbestimmung der Triaskalke von Perledo am Comersee durchzuführen, die eine Anzahl von unzweifelhaften Pachypleurosauridenresten geliefert haben. Das Alter der Perledokalke wird von den neueren Untersuchern (siehe E. Trümpy 1930) allgemein als ladinisch angenommen. Die Ermittlung des genauen Horizontes ist von einer genauen Vergleichung der Perledo-Fauna mit derjenigen des San Giorgio zu erhoffen; sie ist im Hinblick auf den Anpassungsgrad der marinen Reptilgattungen Pachypleurosaurus und Lariosaurus von besonderem Interesse.

Das Material, welches der vorliegenden Arbeit zugrunde liegt, stammt von folgenden Fundstellen, die alle der unteren Hälfte des Ladinikums angehören:

Lokalität:	Niveau:
Alla Cascina	Basis der oberen Meridekalke
Strasse Crocifisso–Serpiano (oberhalb Acqua del Ghiffo)	unmittelbar über den Schichten von Cava superiore
Acqua del Ghiffo (Cava superiore)	Cava superiore, untere Hälfte der unteren Meridekalke
Acqua del Ghiffo[1]) (Cava inferiore), Val Serrata, Val Piodissa, Ganna-Gebiet	Cava inferiore; wenige Meter unterhalb den Schichten von Cava superiore
Valporina	Basis der unteren Meridekalke (Tetto nuovo)[2])

Die Funde aus dem „Tetto nuovo" sind im allgemeinen schlecht erhalten. Der Erhaltungszustand der übrigen Exemplare ist im grossen und ganzen ausgezeichnet. Die Häufigkeit des Vorkommens ist in den einzelnen Schichten sehr verschieden. In gewissen Horizonten kommt Pachypleurosaurus sehr häufig vor; es handelt sich aber nicht um eine lokale Häufigkeit; sie erstreckt sich vielmehr gleichmässig über ein bedeutendes Areal.

Das Einschlussmedium besteht vor allem aus Kalk, welcher bisweilen durch geringen Bitumengehalt schwarz erscheint, oder aus Dolomit.

Alle Exemplare, welche für die Untersuchung verwendet wurden, habe ich fortlaufend numeriert. Diese Numerierung ist unabhängig von der ursprünglichen Fundbezeichnung der Stücke. Diese Bezeichnung der in die Untersuchung einbezogenen Stücke wurde von B. Peyer (1932a) begonnen (Exemplar 1 bis 11) und für die vorliegende Arbeit bis zu Exemplar 105 weitergeführt.

Eine erschöpfende Literaturübersicht erübrigt sich an dieser Stelle, weil eine solche schon in den Arbeiten von B. Peyer (1932a und 1933) enthalten ist. Diejenige Literatur, welche sich direkt mit den Pachypleurosauriden beschäftigt, ist im Abschnitt Systematik etc. (pag. 64) enthalten.

Im Laufe der Bearbeitung hat es sich gezeigt, dass die Variationsbreite des Sauropterygiers Pachypleurosaurus so enorm ist, dass ich fast jedes Skelett für sich allein beschreiben müsste, um alle Verschiedenheiten angeben zu können. Die Form-, Proportions- und Zahlenvariation geht weit über das gewohnte individuelle Mass hinaus, so dass man die extremen Fälle, falls uns die Zwischenformen nicht bekannt wären, ohne weiteres als Angehörige verschiedener Gattungen und Arten ansprechen müsste.

Ich habe mich bemüht, die Fülle der verschiedenen Knochenformen durch präzise Beschreibung der charakteristischen Unterschiede deskriptiv zu erfassen, und sodann auch versucht, den Grund für die ungewöhnliche Grössenvariation zu finden.

---

[1]) Cava inferiore bezeichnet eine im ganzen San Giorgio-Gebiet und auch jenseits der Grenze in Italien durchgehende Bank, die durch einen besonderen Reichtum an Pachypleurosauriern ausgezeichnet ist, sowie das unmittelbar Liegende und Hangende dieser Schicht. Als Cava superiore ist eine wenige Meter über dem Niveau von Cava inferiore gelegene Folge von fein gebankten Kalken mit zahlreichen Pachypleurosauriden, vielen Fischresten und selteneren Resten von Ceresiosaurus bezeichnet worden. In grösserem Masstabe wurden diese Schichten erst bei Acqua del Ghiffo ausgebeutet.

[2]) „Tetto nuovo" das „neue Hangende", ist eine Bezeichnung, welche die Arbeiter des Museums bei den verschiedenen Grabungen für die Schichten unmittelbar über dem Grenzbitumen gebrauchten, und die sich deshalb auf den Etiquetten findet. Sie wurde hier beibehalten, für alle Funde aus dem unmittelbaren Hangenden des Grenzbitumenhorizontes. Neu war die Schicht für die Arbeiter deswegen, weil sie zuvor beim bergmännischen Abbau der Bitumina nicht miterfasst wurde.

Die statistischen Ergebnisse wurden in verschiedenen Kurven dargestellt; diese graphische Darstellung hat vor allem gezeigt, dass eine erschöpfende Auswertung des statistischen Materials heute noch nicht durchgeführt werden darf, weil die Individuenzahlen noch zu gering sind. Deshalb musste die Publikation dieser Kurventabellen unterbleiben.

Die Funde aus der Cava inferiore und superiore erreichen meistens eine Maximalgrösse von nur 40 bis 45 cm. Die Körperlänge der Pachypleurosauriden aus „Alla Cascina" kann dagegen über 1 m betragen. Es ist schwierig zu entscheiden, ob die geologisch älteren Formen noch kleiner waren, oder ob es sich um nicht voll ausgewachsene Tiere handelt. Der Grossteil des Materials aus der Cava inferiore und Cava superiore besteht zweifellos aus jugendlichen Tieren.

II. Präparation, Untersuchungstechnik.

1. **Präparation.** Die Präparation der fossilen Skelette erfolgte z. T. durch Wegschaben der bedeckenden Gesteinsschicht mittels feinen Meisseln aus sog. naturhartem Stahl (Vanadiumstahl); die Feinpräparation wurde mit Grammophonnadeln (Marke „His master's voice") von verschiedener Stärke unter einer binoculären Lupe, welche an einem langen, beweglichen Arm befestigt ist, durchgeführt. Verdünnte Phosphorsäure kam nur in untergeordnetem Masse zur Verwendung, besonders bei Skeletten, welche in kalkreiches Sediment eingebettet sind. Durch leichtes Ansäuern mit Phosphorsäure wird der Farbkontrast zwischen Knochen und Gestein schärfer. Als weiteres Hilfsmittel zur Präparation verwendete ich Bürsten aus sehr feinem Stahldraht, welche durch Zurückschneiden ihrer Enden immer wieder geschärft werden können. Knochen, welcher durch Verwitterung brüchig geworden ist, wurde mit stark verdünntem Schellack getränkt.

2. **Dünnschliffe.** Es wurde eine beträchtliche Anzahl von Dünnschliffen durch verschiedene Pachypleurosaurusknochen (Humerus, Femur, Rippen, Wirbel, Gastralia) hergestellt. Das Schleifen geschah im wesentlichen nach dem von W. Meyer (1925) beschriebenen Kollolithverfahren. Es empfiehlt sich, den Kollolith nie über 150° C zu erhitzen und ihm überdies eine Spur Wachs beizumengen, damit er nicht spröde wird. Das Abschleifen geschah auf einer gewöhnlichen, gleichmässig angerauhten Glasplatte; als Schleifmittel verwendete ich das von der Seifenfabrik Sunlight Olten (Schweiz) in den Handel gebrachte Putzmittel „Vim". Dieses Schleifpulver hat gegenüber Naxosschmirgel den Vorteil, dass im Präparat keine schwarzen Körner zurückbleiben; es ist aber bei der Verwendung von „Vim" notwendig, das Pulver zuerst mit einem leeren Objektträger auf der feuchten Glasplatte zu verreiben. Auf diese Weise kann man sich die Feinheit des Schleifmittels je nach Bedarf herrichten.

3. **Röntgen.** Ein ungemein wichtiges Hilfsmittel zur Bearbeitung des Materials stellten die zahlreichen Röntgenaufnahmen dar, welche über sehr viele Einzelheiten Aufschluss geben, die am einseitig präparierten Stück nicht sichtbar sind. Im allgemeinen sind die Meridekalke, in welche die Pachypleurosaurusskelette eingebettet sind, der Röntgenuntersuchung durchaus zugänglich, besonders deswegen, weil sie sich meist in dünne Platten spalten lassen. Ein weiteres wertvolles Hilfsmittel stellen die Stereo-Röntgenaufnahmen dar, welche von guterhaltenen Schädeln angefertigt wurden. Die Originalnegative wurden stark vergrössert und auf Filme (nicht Papier) kopiert. Die Untersuchung geschah mittels eines Stereoskiagraphen (System Prof. Hasselwander, Erlangen). Durch diese Untersuchungsmethodik gelang es, trotz der starken dorso-ventralen Kompression

der Schädel eine gewisse Plastik zu erreichen, welche einige Fragen des Schädelbaues zu lösen erlaubte. Die Anregung zu dieser Untersuchungsweise erhielt ich durch Herrn Prof. Dr. A. Hasselwander anlässlich des Internationalen Radiologenkongresses 1934 in Zürich.

4. **Zeichnungen.** Alle Zeichnungen, sowohl Knochenskizzen, wie auch Zeichnungen der Dünnschliffe wurden mittels des Abbé'schen Zeichenapparates hergestellt. Dabei wurde der Zeichenapparat wie üblich, am Mikroskop befestigt, oder aber zum Zeichnen von Knochenumrissen, osteologischen Details etc. am rechten Okular eines binoculären Lupenmikroskopes (verbunden mit Stativ XII D Zeiss, Jena). Bei schwacher Vergrösserung lassen sich auf diese Weise gute Umrisszeichnungen herstellen.

III. Osteologie.

1. Schädel.

Der Schädel von Pachypleurosaurus ist aus sehr dünnen Knochenplättchen aufgebaut; aus diesem Grund ist es auch leicht verständlich, dass die allermeisten Schädel stark zertrümmert sind. Schädel, deren Elemente ihre ursprüngliche Verbindung und Lage zueinander einigermassen bewahrt haben, sind sehr selten. Die besten Schädel, welche mir zur Verfügung stehen, sind immer noch so beträchtlich dorso-ventral komprimiert, dass sie eine Abklärung aller osteologischen Probleme nicht gestatten. Bis auf wenige Details, welche noch der Bestätigung durch bessere Funde bedürfen, konnte der Bau des Schädeldaches mit Sicherheit festgestellt werden. Die Hinterhauptsregion dagegen ist nur bei einem einzigen, im übrigen trefflich erhaltenen Schädel wenigstens so leidlich erhalten geblieben, dass mit Hilfe von Stereo-Röntgenaufnahmen etwelche Resultate erzielt werden konnten. Das Gaumendach besteht aus hauchdünnen Knochenplättchen und ist in allen Fällen der Innenfläche des Schädeldaches angepresst. Die Präparation solcher Schädel in Ventralansicht erfordert viel Geschicklichkeit und ist leider nicht vom gewünschten Erfolg begleitet. Die dünnen Knochen der ventralen Schädelseite schmiegen sich derart der Innenfläche des Schädeldaches an, dass die Öffnungen des letzteren (Orbitae) auf dem Gaumendach als deutliche Vertiefungen sichtbar sind. Ausserdem ist der Aussenrand des Gaumens durch die fest aufsitzenden Unterkieferknochen beschädigt. Knochengrenzen sind mit völliger Sicherheit bei keinem Individuum festzustellen. Mit Hilfe von stereoskopischen Röntgenbildern glaube ich einige Grenzen gefunden zu haben. Wahrscheinlich wird auch hier erst nach Abschluss der Untersuchung des gesamten Materials eine sichere Deutung möglich sein. Es ist bei der Kleinheit der Verhältnisse oft schwierig, eine Knochennaht von einem durch Druck entstandenen Knochenriss zu unterscheiden.

Es lässt sich nicht genug betonen, dass der Grad der Zerdrückung bei allen Fossilien, welche aus der südalpinen Trias stammen, derart gross ist, dass weitgehende Vorsicht in der Beurteilung osteologischer Probleme unbedingt geboten ist.

Die Erscheinung, dass Fossilien durch Gesteinsdruck und andere Faktoren beträchtliche Veränderungen erleiden, beschränkt sich nicht nur auf Funde aus der südalpinen Trias; wir finden dasselbe auch in tektonisch ruhigeren Gebieten, z. B. im württembergischen Lias (vgl. F. v. Huene 1922).

Vergleicht man die Schädelgrösse von Pachypleurosaurus mit den Schädeln von etwa gleich grossen Individuen von Lariosaurus oder von Ceresiosaurus, so sieht man, dass der Pachypleuro-

sauridenschädel ausserordentlich klein ist. Besonders auffällig ist diese Tatsache bei sehr grossen Exemplaren von Pachypleurosaurus (vgl. Fig. 1). Die Körperlänge von Pachypleurosaurus Ex. 67 beträgt 105 cm, die Länge des Schädels ca. 5,5 cm. Die Körperlänge von Ceresiosaurus Ex. 1 beträgt 104 cm, die Schädellänge 12,4 cm.

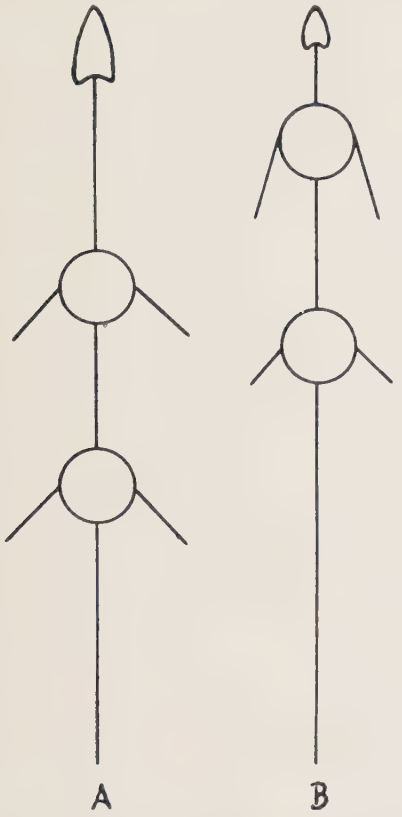

Fig. 1. Schema der Körperproportionen von A = Ceresiosaurus Ex. 1 und B = Pachypleurosaurus Ex. 67. Beide Individuen sind ungefähr gleich lang (ca. 1 m).

Es ist wohl nicht überraschend, dass junge Individuen einen relativ grösseren Schädel besitzen als alte; dies lässt sich auch in Fig. 2 ersehen beim Vergleich von Ex. 16, 15 und 67. Viel deutlicher aber als bei Pachypleurosaurus tritt dieses Verhalten bei Ichthyosauriern, z. B. bei Stenopterygius in Erscheinung, bei welchen das Verhältnis von Schädel zur übrigen Körperlänge bei ganz jungen Individuen 1 : 1 sein kann, bei alten Tieren von ca. 3 m Länge dagegen 1 : 5,81 (vgl. F. v. Huene, 1922).

Die Frage, ob bei Pachypleurosaurus ein Wechsel von Längen- und Breitenwachstum des Schädels im Laufe der ontogenetischen Entwicklung stattfindet (dies hat J. Kälin, 1933, für die Krokodilier nachgewiesen) musste deshalb aus der Untersuchung ausscheiden, weil der Erhaltungszustand keine genauen Messungen erlaubt.

Die Form des Schädels ist aus Tafel 1, Abb. 1, 2, 3 bzw. Rekonstruktion Fig. 3 deutlich ersichtlich. Die Schnauze ist schmal, jedoch nicht verlängert; sie nimmt caudalwärts beständig an Breite zu. Ungefähr am Hinterende der Orbitae erreicht der Schädel die grösste Breite. Die Schnauze ist nicht abgesetzt, wie bei Rhaeticonia, sondern geht kontinuierlich in die Mittelpartie des Schädels über. Die Schädelform ist weitgehend abhängig vom Grad und von der Art und Weise der Kompression. Durch denselben Vorgang, nämlich durch dorso-ventrale Zerquetschung kann ein Schädel in die Länge gestreckt, oder aber breitgedrückt werden. Die Schädelform darf bei mässig erhaltenen Fossilien nur in untergeordnetem Masse taxonomisch verwertet werden.

Das Charakteristikum des Schädeldaches aller Pachypleurosauriden, sowie aller mit Pachypleurosaurus verwandten Formen sind die sehr grossen Orbitae und die verschwindend kleinen Temporalöffnungen. Dieses Kriterium ist systematisch von Bedeutung; es unterscheidet die ganze Gruppe der Pachypleurosauriden von den mit Nothosaurus näher verwandten Formen, welche relativ kleine Orbitae und sehr grosse Temporalöffnungen aufweisen (Nothosaurus, Ceresiosaurus, Lariosaurus etc.). Diese Verschiedenheit der Schädeltypen zieht eine Verschiedenheit der einzelnen Knochenformen nach sich.

Die Praemaxillaria sind relativ grosse Knochen, von welchen mediale, schmale Knochenfortsätze nach hinten ziehen. Sie bilden die vordere und innere Begrenzung der äusseren Nasenöffnungen. Seitlich verwachsen die Praemaxillaria mit den Maxillaria derart, dass eine Grenze nur andeutungsweise oder überhaupt nicht sichtbar ist. Die Zahl der relativ weit voneinander stehenden Praemaxillarzähne dürfte 4 bis 5 betragen. Sie liegen im fossilen Zustand meist in derselben Ebene wie das Schädeldach. Dies ist, wie auch v. Nopcsa betont, sicher nicht ihre ursprüngliche Stellung zum

Kiefer. Sie sind vielmehr durch mechanische Einflüsse aus ihrer ehemaligen, nach abwärts gerichteten Stellung in diese horizontale Lage gepresst worden. v. Nopcsa hat die Form der Praemaxillaria am Typusexemplar von Pachypleurosaurus edwardsi richtig erkannt, dagegen sagt er, sie seien distal gespalten („cleft at the distal end, as it is frequently the case in Simosaurus, they are however firmly united in their proximal half"). Dies hat schon B. Peyer richtiggestellt, indem er darauf hinwies, dass die medialen Fortsätze der Praemaxillaria beim Typusexemplar durch die dorso-ventrale Kompression voneinander gerückt wurden.

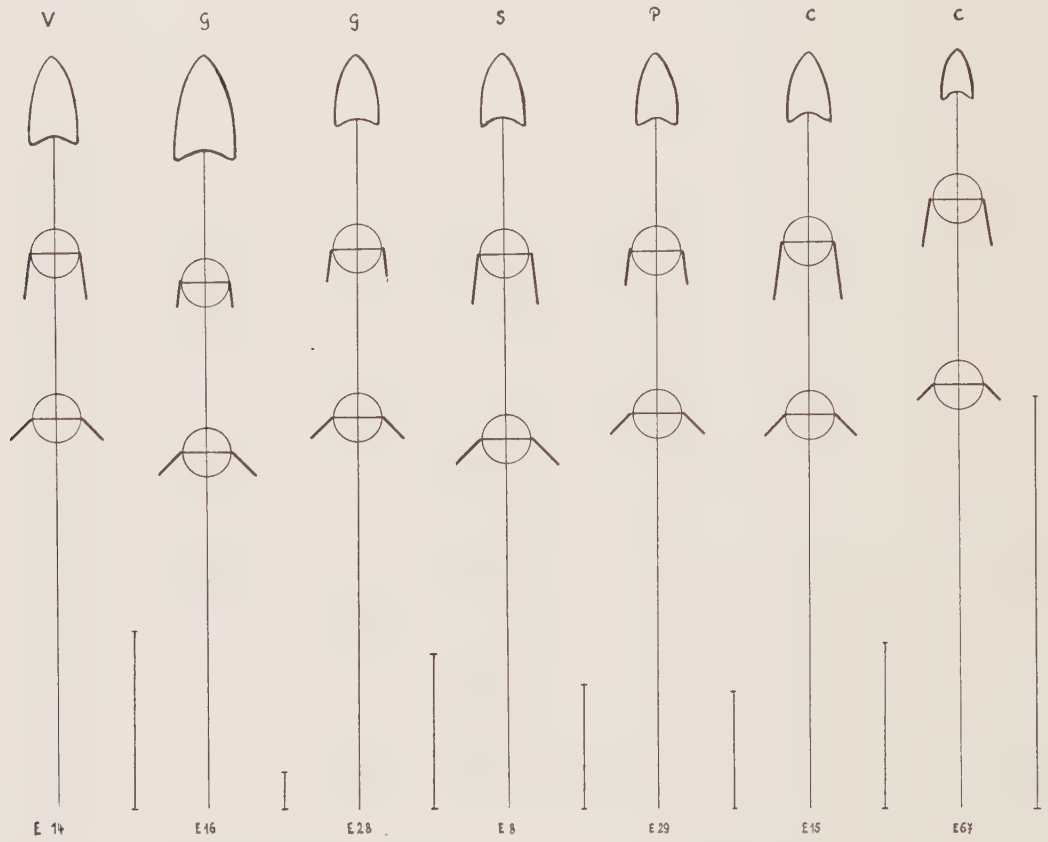

Fig. 2. Schema der Körperproportionen verschiedener Pachypleurosauriden auf gleiche Grösse gebracht. Rechts neben jeder Figur ist die absolute Körperlänge im Masstab $^1/_{20}$ der absoluten Länge eingetragen.

Die Formverhältnisse der Praemaxillaria wurden in der Neubeschreibung von Pachypleurosaurus durch B. Peyer (1932a) nicht zutreffend gedeutet. Ich zitiere die betreffende Stelle (B. Peyer 1932a, pag. 8):

. . . „Bei einer Nachprüfung des Typusexemplares, die ich dank dem Entgegenkommen von Prof. Bruno Parisi im Museo Civico vornehmen konnte, gewann ich den Eindruck, dass hier eher ein Läsion des Knochens vorliegt. Die nach hinten gerichteten medianen Fortsätze der beiden Praemaxillaria sind an den mir vorliegenden Schädeln wesentlich kürzer, als nach v. Nopcsa am Typusexemplar; sie reichen nur wenige mm zwischen die knöchernen äusseren Nasenöffnungen, laufen nach hinten spitz zu und überdecken dorsal die darauffolgenden beiden schmalen, zur Hauptsache die Brücke zwischen den beiden Nasenöffnungen bildenden Knochen, die v. Nopcsa als Fortsätze der Praemaxillaria aufgefasst hat, unter Hinweis auf Cymatosaurus und viele Plesiosaurier. Diese

Deutung lag nahe; auch bei dem mir vorliegenden Materiale scheinen an einem Schädel die Fortsätze der Praemaxillaria bis zum Frontale zu reichen, so auch an dem Tafel 28, Fig. 1, abgebildeten Schädel (Ex. 1, Anmerk. d. Verf.). An einem anderen Exemplare zeigt es sich aber völlig sicher, dass die schmalen Knochenlamellen zwischen den Nasenöffnungen die deutlich abgegrenzten Nasalia sind. Damit wird das durch v. Nopcsa als Nasale aufgefasste Stück zum Lacrimale (dem Praefrontale Cuvier) (bei v. Huene 1921, Fig. 1, pag. 295, als Pn Postnasale, Adlacrimale bezeichnet) und das Praefrontale zum Adlacrimale im Sinne von Gaupp (dem Lacrimale Cuvier). Der Schädel von Pachypleurosaurus stimmt so in dieser Region prinzipiell mit den durch v. Huene loc. cit. abgebildeten Verhältnissen bei Simosaurus überein."

Die Beobachtungen v. Nopcsa's dass die Praemaxillaria mediale, nach hinten gerichtete Fortsätze besitzen, welche bis zum Frontale reichen ist jedoch richtig; sie wird durch meine eigenen Beobachtungen bestätigt (Ex. 91, 71, 34, 74). Solche mediale Praemaxillarfortsätze finden wir auch bei anderen Nothosauriden z. B. Germanosaurus (= Eurysaurus latissimus Gürich, Frech, Lethaea mesozoica II, Texttafel XIII, Fig. 1), Cymatosaurus, Pistosaurus. Bei H. Schröder: Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias, Textfig. 20—25 sind die Lage- bzw. Formverhältnisse der Nasalia sowie der angrenzenden Knochen bei verschiedenen Nothosauriden sehr schön zusammengestellt.

Das Schädelmaterial, welches B. Peyer (1932) zur Verfügung stand, ist durchwegs stark zerdrückt. Die gegebene Darstellung stützt sich auf ein Exemplar, an dem ein quer durch die Praemaxillarfortsätze ziehender Bruch eine Naht vortäuschte.

Die hintere und äussere Begrenzung der Nasenöffnungen wird zur Hauptsache von zwei Knochen gebildet. Zu beiden Seiten der medialen Praemaxillarfortsätze liegen die Nasalia, welche länger als breit sind und z. T. die caudale Begrenzung der äusseren, knöchernen Nasenöffnung bilden (siehe Fig. 3 A). Diese Knochen werden durch die Maxillaria begrenzt, welche die laterale Abgrenzung der knöchernen Nasenöffnung bilden; ihre Ausdehnung am Schädeldach lässt sich in der vorderen Partie durchaus mit den Verhältnissen bei Simosaurus vergleichen; dagegen reicht der caudalwärts gerichtete, laterale Maxillarfortsatz bei Pachypleurosaurus nur bis etwa in die Hälfte der Orbita, während er bei Simosaurus bis in die Gegend des Squamosums reicht. Der feine spitze Maxillarfortsatz der Pachypleurosauriden legt sich, zusammen mit dem lateralen Fortsatz des Lacrimale, an die vordere Hälfte des Jugale an. Die Zahl der Maxillarzähne dürfte ca. 12 betragen, ihre Grösse nimmt nach hinten ab.

Die hintere Abgrenzung von Nasale und Maxillare bildet im wesentlichen ein massiver, ungefähr sichelförmiger Knochen, das Lacrimale, dessen konkaver Rand caudalwärts schaut und den Vorderrand der Orbita bildet. Medial besitzt das Lacrimale einen kurzen, spitz endenden Fortsatz, welcher etwas unter das Frontale eingreift; lateral trägt es einen ebensolchen, nach aussen und hinten gerichteten Fortsatz, welcher sich ventral an das Jugale anlegt.

O. Jaekel (1905) und später E. Gaupp (1910) haben nachgewiesen, dass das Praefrontale Cuviers dem Säugetierlacrimale homolog ist. Nach E. Gaupp haben wir denjenigen Knochen als Lacrimale zu bezeichnen, welcher die medio-rostrale Abgrenzung der Orbita bildet, und dessen Vorkommen innerhalb der Sauropsiden und Mammalier ein sehr konstantes ist. Ein zweites Element, das Adlacrimale fehlt bei Vögeln und Säugetieren und kommt bei Reptilien nur innerhalb gewisser Gruppen vor. Die Lage des Adlacrimale am Schädel ist abhängig von der Ausbreitung der Nasalia, Maxillaria und Lacrimalia. Bei Krokodiliern liegt das Adlacrimale lateral, bei Simosaurus dagegen vor dem Lacrimale, bei Pachypleurosaurus scheint es, wie bei vielen anderen Nothosauriden, zu fehlen.

Die innere Begrenzung der überaus grossen Orbitae bilden die Frontalia, welche eine charakteristische Form besitzen. Jedes Frontale trägt einen medialen Fortsatz, der rostralwärts gerichtet ist und die Praemaxillarfortsätze berührt. Die Form der vorderen Partie der Frontalia scheint sehr variabel zu sein; neben den medialen Fortsätzen können seitlich noch weitere sehr feine rostral gerichtete Knochenspangen entwickelt sein, welche beidseitig zwischen Nasale und Lacrimale eingekeilt sind. Die Form der hinteren Hälfte der Frontalia ist viel konstanter; sie geht aus Fig. 3 klar hervor. Jedes Frontale bildet einen, seitlich der Medianebene nach hinten gerichteten Fortsatz, welcher lateral durch das Postfrontale, medial durch das Parietale begrenzt wird.

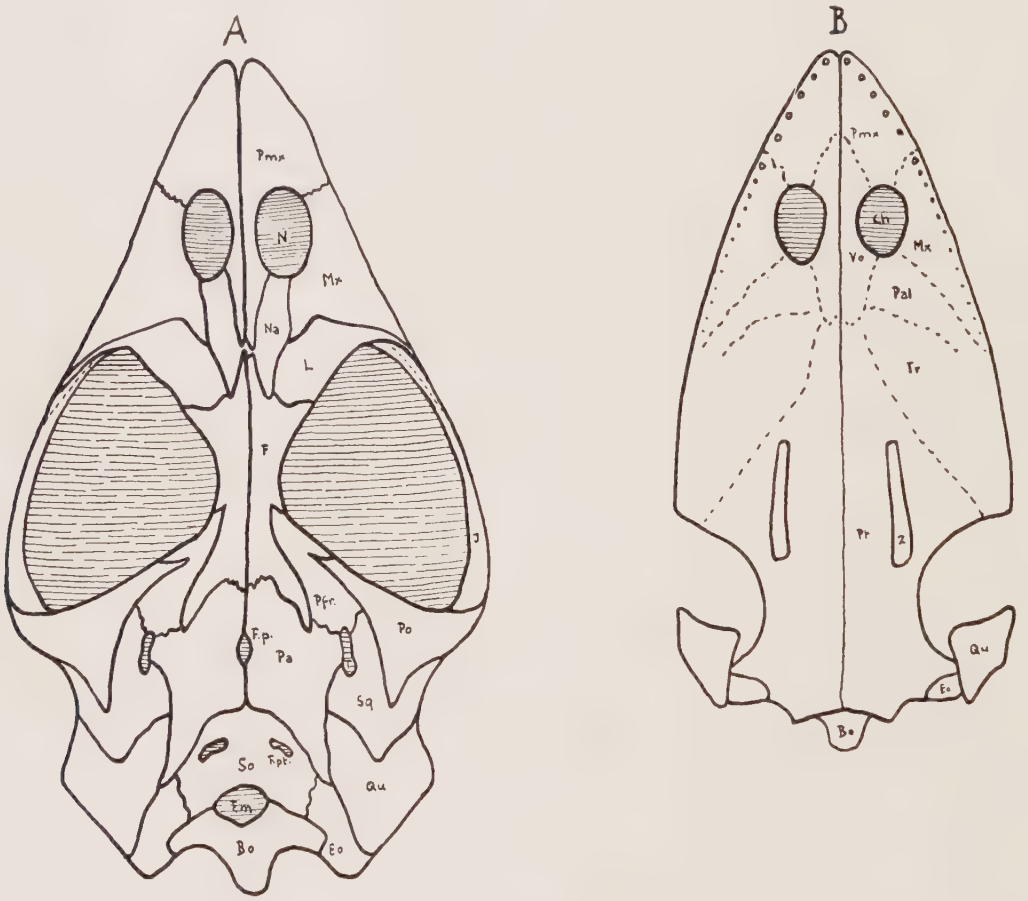

Fig. 3. Schädel von Pachypleurosaurus. A: von der Dorsalseite, B: von der Ventralseite gesehen. Rekonstruktion. A: Pmx = Praemaxillare, Mx = Maxillare, Na = Nasale, L = Lacrimale, F = Frontale, J = Jugale, Pfr = Postfrontale, Po = Postorbitale, Pa = Parietale, Sq = Squamosum, Qu = Quadratum, So = Supraoccipitale, Bo = Basioccipitale, Eo = Exoccipitale, N = Nasenöffnung, O = Orbitae, T = Temporalöffnung, Fp = Foramen parietale, F. pt. = Fenestra posttemporalis, Fm = Foramen magnum. B: Vo = Vomer, Pal = Palatinum, Tr = Transversum, Pt = Pterygoid, Z = Knöcherne Zungenbeinelemente, Ch = Choanen.

Die hintere Begrenzung der Orbita wird von zwei Elementen vollzogen, vom Postfrontale und Postorbitale. Das Postorbitale ist der grössere von beiden Knochen. Das Postfrontale hat ungefähr dieselbe Lage wie bei Simosaurus; obschon Simosaurus eine Form ist, deren Schädeltypus (sehr grosse Temporalöffnungen, relativ kleine Orbiten) mit demjenigen von Pachypleurosaurus nicht direkt verglichen werden kann, insbesondere in dieser Schädelregion. Der Vorderrand des Postfrontale bildet bei Pachypleurosaurus auf ein kurzes Stück den medio-caudalen Orbitarand;

medial wird das Postfrontale vom Frontale, hinten vom Parietale und Squamosum, lateral vom Postorbitale begrenzt. Zwischen Parietale und Squamosum ist das Postfrontale an der rostralen Abgrenzung der Temporalöffnung beteiligt.

Das Postorbitale ist ein mehr oder weniger dreieckiger Knochen, dessen Basis zur Hauptsache den Hinterrand der Orbita begrenzt, dessen mediale Seite jedoch an der Bildung der Temporalöffnung nicht mehr beteiligt ist. Die Spitze dieses Dreiecks schaut nach hinten und ist dem Squamosum aufgelagert.

Die laterale Begrenzung der Orbita bildet im wesentlichen das Jugale, eine dünne Knochenspange, welche am Ursprung des lateralen Fortsatzes des Lacrimale ansetzt und sich hinten an den Vorderrand des Postorbitale anlegt. In seiner vorderen Hälfte wird das Jugale durch die Fortsätze des Maxillare und Lacrimale verstärkt.

Die Jugalia sind nur selten in ihrer natürlichen Lage erhalten geblieben; in den meisten Fällen sind sie in eine Anzahl Fragmente zerfallen, und dies vor allem deswegen, weil sie auf die viel stärkeren Unterkieferknochen aufgepresst wurden. In anderen Fällen aber haben sich die Jugalbogen bei der Mazeration etwas früher gelöst und sind derart umgekippt, dass ihre Konvexseite im fossilen Zustand nicht mehr nach aussen schaut, sondern nach innen. Das Jugale ist bis jetzt nur an einem Exemplar (Ex. 74, Tafel 1, Abb. 2) in natürlicher Lage erhalten geblieben.

Am Schädel von Ex. 74 (Tafel 1, Abb. 2) ist wahrscheinlich auch die ursprüngliche Gestalt der Orbita überhaupt erhalten geblieben, während bei fast allen anderen Exemplaren die Orbiten zu gross erscheinen, weil einerseits durch das Fehlen der Jugalia, anderseits durch eine etwas dislozierte Stellung der Lacrimalia und Postorbitalia eine viel zu grosse Augenöffnung vorgetäuscht wird.

Hinter den Frontalia schliessen sich mit zackiger Naht die Parietalia an, zwischen denen ein kreisrundes bis leicht ovales Foramen parietale ausgespart bleibt. Die seitlichen Partien bilden den medialen Rand der Temporalöffnungen und grenzen weiter hinten an die Squamosa an. Der Hinterrand der Parietalia bildet, wenigstens in der Mitte, gleichzeitig den Hinterrand des Schädeldaches, während die Squamosa noch in die Hinterhauptsregion des Schädels hinuntergreifen. Die Squamosa bilden den hinteren und äusseren Rand der Temporalöffnungen.

Bei der Kleinheit der Verhältnisse und beim gegebenen Zustand der Erhaltung ist es unmöglich, irgendwelche Angaben zu machen über die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Schädelelemente zwischen dem Schädeldach und der Schädelbasis. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Verbreitung von Knorpel im Gebiete des Neurocraniums eine beträchtliche war; dies mag vielleicht auch der Grund dafür sein, dass die Schädelknochen nur selten ihre ursprüngliche Lage zueinander bewahren. Es sind im vorliegenden Falle nur die oberflächlichen Knochen, und von diesen wiederum nur ihre oberflächlich gelegene Partie der Beschreibung zugänglich. Die Morphologie des Schädeldaches, wie sie oben beschrieben wurde, darf als gesichert gelten. Weniger genau ist unsere Kenntnis des Baues der Schädelhinterseite und noch sehr mangelhaft bekannt ist uns der Bau der Schädelbasis; dies aus Gründen, welche ich eingangs erwähnt habe.

Bei Reptilfunden aus der südalpinen Trias, deren Schädel in Dorso-Ventrallage eingebettet wurden, erleidet die Schädelhinterseite während der Fossilisation meist charakteristische Veränderungen. Es wird nämlich durch den herrschenden Druck die Hinterseite des Schädels in dieselbe Ebene gedrückt, wie das Schädeldach bzw. die Gaumenfläche. Dies kann prinzipiell auf vier Arten geschehen: Wenn die einzelnen Knochenelemente, welche die Schädelhinterseite aufbauen, gegenseitig fest miteinander verbunden sind (wie z. B. bei den Placodontiern), dann wird die ganze Hinterseite

des Schädels entweder in die Ebene des Schädeldaches oder aber in die des Gaumendaches umgelegt. Falls aber die betreffenden Knochen nur eine lose Verbindung unterhalten, dann bricht die Schädelhinterseite in sich zusammen, und zwar rostral- oder caudalwärts. Es ist schon aus den Schemata (Fig. 4d und e) ersichtlich, dass die letzten beiden Fälle höchst ungünstig für die Erhaltung sind, aber gerade auf diese Weise wird die Schädelhinterseite vornehmlich bei Pachypleurosaurus verändert. Der in Fig. 4c dargestellte Fall konnte bisher bei keinem Pachypleurosaurusschädel beobachtet werden. Bei Ex. 71 ist der seltene Fall verwirklicht, dass die Schädelhinterseite in die Ebene des Schädeldaches (Fig. 4b) zu liegen kam. Dadurch sind die Knochen etwas lädiert worden; sie scheinen jedoch ihre gegenseitige Lage noch einigermassen bewahrt zu haben. Mit Hilfe der stereoskopischen Röntgenuntersuchung ist es gelungen, eine geringe, aber dennoch nützliche plastische Vorstellung vom Bau der Schädelhinterseite zu gewinnen. Nach der geschilderten Lageveränderung, sind jetzt alle an der Bildung dieser Partie beteiligten Knochen von oben her sichtbar. Durch die Röntgenuntersuchung liess sich sehr schön die Lage der posttemporalen Öffnungen, sowie die des Foramen magnum feststellen. Die Schädelhinterseite besteht bei Pachypleurosaurus zur Hauptsache aus vier Knochen: Supraoccipitale, Exoccipitalia, Quadrata, Basioccipitale. In geringem Masse sind auch die Parietalia und Squamosa am Aufbau der Schädelhinterseite beteiligt. Die Quadrata, die äussersten Elemente der Schädelhinterseite, werden von einem zipfelförmigen, nach unten reichenden Fortsatz der Squamosa weitgehend bedeckt. Leider ist die Form des Quadratums nirgends deutlich sichtbar; aus der Form der Unterkiefergelenkgrube geht hervor, dass die Gelenkfläche des Quadratums jedenfalls zwei Vorsprünge trägt und vermutlich eine bedeutende Ausdehnung besitzt. An das Quadratum schliesst sich medial ein caudaler Fortsatz des Parietale an, welcher die obere und äussere Begrenzung der Fenestra posttemporalis übernimmt. Zwischen den genannten Parietalfortsätzen lässt sich deutlich ein unpaarer Knochen erkennen, das Supraoccipitale, welches an der inneren und unteren Begrenzung der Fenestra posttemporalis, sowie am oberen Abschluss des Foramen magnum beteiligt ist. Das Basioccipitale steht seitlich mit dem Supraoccipitale in Verbindung; beide Elemente zusammen grenzen lateral an ein Knochenstück, das ich als Exoccipitale deute. Dieses Exoccipitale steht oben mit dem Parietalfortsatz und seitlich mit dem Quadratum in Verbindung (Fig. 3 A und Fig. 5).

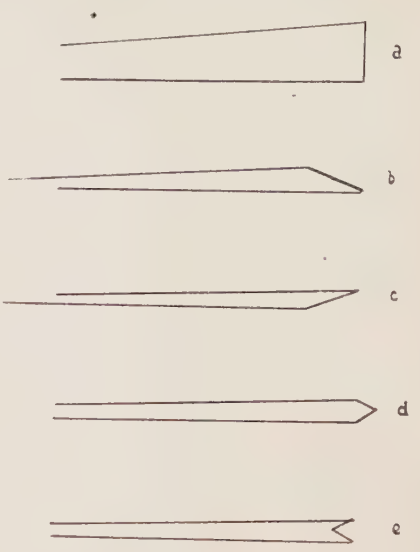

Fig. 4. Schema der Zerdrückung der Schädelhinterseite. a = unzerdrückt, b, c, d, e = verschiedene Möglichkeiten der Dislokation der Hinterseite des Schädels.

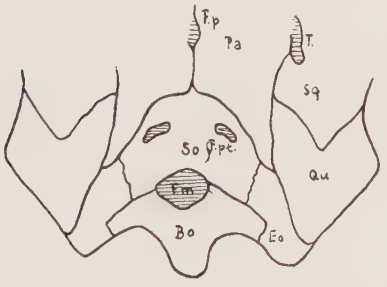

Fig. 5. Bau der Schädelhinterseite von Pachypleurosaurus. Gezeichnet nach den Befunden der Stereo-Röntgenuntersuchung. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Der schlechte Erhaltungszustand der Schädelbasis gestattete keine genaue Feststellung von Knochengrenzen. Das Ergebnis, welches teils aus der Untersuchung einer Anzahl von Schädeln in Ventralansicht, teils aus der stereoskopischen Röntgenuntersuchung resultiert, ist in Fig. 3 B und Fig. 6, 7, 8 dargestellt. Diese Befunde sind keineswegs sichergestellt; sie bedürfen der Bestätigung durch bessere Funde.

Das Gaumendach stellt eine Fläche dar, welche im fossilen Zustand so stark an die Innenfläche des Schädeldaches angepresst ist, dass sie nicht mehr glatt erscheint, sondern das Relief des Schädeldaches nachbildet. Dieselbe Erscheinung finden wir auch bei Ceresiosaurus verwirklicht (vgl. B. PEYER 1932a). Diese Tatsache mag wohl auch die Auffassung in der Literatur bedingt haben, diese Tiere besässen suborbitale Öffnungen (suborbital vacuities, v. NOPCSA 1928). Von solchen Öffnungen ist keine Spur zu sehen, es handelt sich stets um die massiven Ränder der Orbitae, welche sich auf der Gaumenfläche als Erhöhungen geltend machen und dann eine Öffnung vortäuschen.

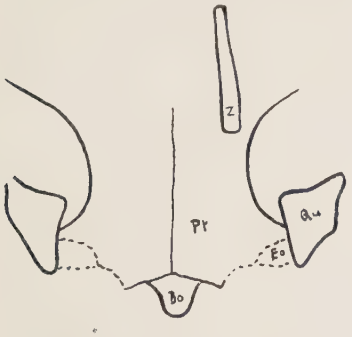

Fig. 6. Hinterer Teil der Schädelbasis von Pachypleurosaurus. Gezeichnet nach den Befunden der Stereo-Röntgenuntersuchung. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Vom Basioccipitale ist in dieser Ansicht nur der Condylus occipitalis sichtbar. Die Pterygoidea stehen lateral mit den Quadrata in Verbindung. Die beiden kleinen Knochenstücke, welche seitlich am hinteren Rand der Pterygoidea sichtbar sind, deute ich als die ventralen Partien der Exoccipitalia. Die Pterygoidea besitzen bei diesen Formen grosse Ausdehnung; sie reichen vorne bis zu den Vomeres. Das Transversum scheint bei Pachypleurosaurus ebenfalls eine grössere Knochenplatte darzustellen. Dies dürfte vielleicht mit der geringen aboralen Maxillarausdehnung im Zusammenhang stehen. Bei Formen mit grosser Temporalöffnung, z. B. bei Simosaurus, reichen die lateralen Maxillarfortsätze bis zu den Squamosa; bei Pachypleurosaurus nur bis etwa in die Hälfte der Orbitae. Die Grenze zwischen Transversum und dem davorgelagerten Palatinum ist sehr unsicher. Die Choanen sind relativ gross und rundlich; sie liegen gegenüber den Nasenöffnungen etwas caudalwärts verschoben (Fig. 8). An die Palatina schliessen sich vorne die ventralen Teile der Maxillaria und innen die langen schmalen Vomeres an. Die vordere Begrenzung der Gaumenseite des Schädels bilden die Praemaxillaria. An der Begrenzung der Choanen dürften folgende Knochen beteiligt sein: Vomeres (innen), Palatina (hinten), Maxillaria (aussen), Praemaxillaria (vorn).

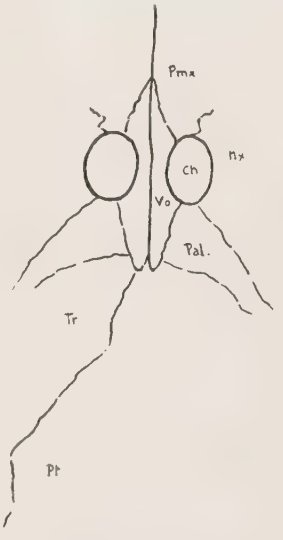

Fig. 7. Rostraler Teil der Schädelbasis von Pachypleurosaurus. Nach den Befunden der Stereo-Röntgenuntersuchung. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

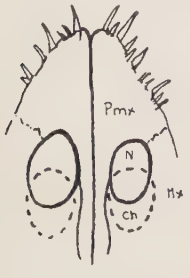

Fig. 8. Gegenseitige Lagebeziehung der äusseren Nasenöffnungen und der Choanen. Nach den Befunden der Stereo-Röntgenuntersuchung. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Auf der Gaumenseite der Pterygoidea liegen regelmässig zwei dünne Knochenstäbe (Fig. 3 B) von mehr oder weniger rundlichem Querschnitt. Zweifellos handelt es sich um knöcherne Elemente des Zungenbeinapparates, welcher jedenfalls hauptsächlich aus Knorpel bestand. Vergleichen wir diese Hyalknochen mit solchen rezenter Reptilien, so lässt sich eine gewisse Ähnlichkeit mit den Cerato-Hyalhörnern der Krokodilier feststellen; ob aber diese beiden Knochen einander homolog sind, ist sehr zweifelhaft.

Der Schädel von Pachypleurosaurus ist so stark plattgedrückt, dass es schwer wird, sich vorzustellen, welches wohl seine ehemalige Höhe gewesen sein mochte. Man wird aber kaum fehl gehen, wenn man aus seinem Bau auf eine sehr geringe dorso-ventrale Ausdehnung schliesst.

Der Unterkiefer von Pachypleurosaurus ist ebenso zart gebaut, wie der übrige Schädel. Die Symphyse ist nicht verlängert. Die Unterkieferäste sind bei allen Exemplaren an der Symphysenstelle fest miteinander verbunden. Bei Ex. 13, Fig. 9 ist eine Unterkieferhälfte von der Dorsalseite sichtbar; diese Knochenpartie bekommt man im allgemeinen deswegen nicht zu sehen, weil der Unterkiefer meist fest an den Schädel angepresst ist. Von der Dorsalseite lassen sich bei Pachypleurosaurus (siehe Fig. 9) 4 Knochenelemente des Unterkiefers erkennen, welche durch mehr oder weniger deutliche Grenzen voneinander unterschieden werden können. Etwas hinter der Mitte des Unterkiefers keilt das Dentale, welches mit ca. 26 Zähnen besetzt ist, spitz aus. Die Zähne sitzen in einer rinnenartigen Vertiefung, in der richtige Alveolen ausgebildet sind. Die Zähne sind spitzkegelförmig und zeigen bei stärkerer Vergrösserung die für Nothosauriden charakteristische Längsriefung. An das deutlich abgegrenzte Dentale schliesst sich caudal das Supraangulare an, dessen Form nicht genau festzustellen ist. Möglicherweise reicht es bis zur Gelenkfacette des Unterkiefers. An der Stelle, wo Dentale und Supraangulare zusammentreffen, findet sich medial eine kleinere Knochenlamelle. Ich deute diesen Knochen als Complementare. Er liegt zur Hauptsache der Innenseite des Unterkiefers an. Ein eigentlicher Processus coronoides ist nicht ausgebildet. An der betreffenden Stelle ist bei Pachypleurosaurus nur eine unbedeutende Knochenerhöhung in der Vorderhälfte des Supraangulare vorhanden. Das Articulare, welches vorne die relativ grosse Gelenkfläche trägt, setzt sich nach hinten in den Processus retroarticularis fort, welcher ziemlich weit caudalwärts über die Schädelhinterseite hinausragt.

Fig. 9. Rechte Unterkieferhälfte von Pachypleurosaurus: D = Dentale, C = Complementare, Sag = Supraangulare, Art = Articulare.

Die Gelenkfläche des Unterkiefers besteht, wie aus Fig. 9 hervorgeht, aus zwei, durch einen Sattel geschiedenen Gruben, von denen die vordere weniger tief, dafür aber etwas grösser als die hintere ist. Beide Gelenkfacetten sind mehr oder weniger oval; die Längsachse der vorderen steht senkrecht auf derjenigen des Unterkiefers, während die Längsachse der hinteren Gelenkgrube parallel zu derjenigen des Unterkiefers verläuft.

Der Unterkiefer ist dem Schädel fast immer stark angepresst. Dabei zeigt es sich, dass er nur sehr wenig massiv gebaut ist, denn es lässt sich häufig beobachten, dass er an den Stellen, an welchen er dem lateralen Fortsatz des Postorbitale und des Lacrimale aufsitzt, stark zerbrochen ist.

Das Angulare stellt bei Pachypleurosaurus einen langen Knochen vor, welcher bis zum Processus retroarticularis zu beobachten ist. Die genaue Abgrenzung dieses Knochens ist jedoch aus den oben erwähnten Gründen nicht mit Sicherheit möglich.

Eine Sexualdifferenz in der Ausbildung und Grösse der Schädel, wie sie bei J. Regamey (1935, pl. 2, Fig. 1 und 2) durch Röntgenaufnahmen einiger Schädel von Lacerta agilis gezeigt wird, konnte bei Pachypleurosaurus aus Erhaltungsgründen nicht beobachtet werden.

2. Wirbelsäule.

a) Regionen der Wirbelsäule.

Bei höheren Vertebraten unterscheidet man meist fünf Abschnitte innerhalb der Wirbelsäule, nämlich eine Cervical-, Lumbal-, Sacral- und Caudalregion. Die Abgrenzung der Regionen wird von den Autoren bei den einzelnen Wirbeltiertypen verschieden durchgeführt. Da nicht bei allen Wirbeltieren dieselben Merkmale zur Abgrenzung der Wirbelregionen verwendet werden können, ist es dem einzelnen Autor überlassen, zu entscheiden, nach welchen Gesichtspunkten er die Gliederung durchführen will.

Bei rezenten höheren Wirbeltieren wurden früher die Wirbelregionen folgendermassen abgegrenzt:

I. Cervicalregion:	1. Wirbel Atlas
II. Thoracalregion:	1. Wirbel, dessen Rippe mit dem Sternum durch Synchondrose verbunden ist
III. Lumbalregion:	1. Wirbel ohne freie Rippen
IV. Sacralregion (Sacrum)	Alle Wirbel, deren Rippen mit dem Ilium artikulieren
V. Caudalregion:	Alle restlichen Wirbel

Die Merkmale, welche dieser Einteilung zugrunde liegen, beziehen sich nicht auf die Wirbel selbst, sondern auf deren Anhänge, die Rippen. Dieses Abgrenzungsprinzip wurde von verschiedenen Autoren teilweise verlassen. C. B. Brühl (1862) bezeichnet bei Krokodiliern die 8 vordersten Wirbel als Halswirbel, während es nach der obigen Definition deren 9 sind. K. Kühne (1915) bezeichnet bei Lacertiden (Lacerta muralis und vivipara) die vordersten 3 Wirbel als Halswirbel, deswegen, weil sie keine freien Rippen tragen. Auch bei fossilen Formen wird so weit wie möglich das Verhalten der Rippen zur Abgrenzung der Wirbelregionen verwendet; nur bei der Grenze Cervical-Thoracalwirbel stossen wir auf Schwierigkeiten. Als 1. Thoracalwirbel wird nach dem obigen Einteilungsprinzip der vorderste Rumpfwirbel angesehen, dessen Rippe mit dem Brustbein in Verbindung steht. Nicht verkalkter Knorpel ist aber fossil nicht erhaltungsfähig. Deswegen müssen wir für fossile Vertebraten von Fall zu Fall andere Merkmale suchen, welche eine morphologisch bedingte Abgrenzung von Hals und Rumpf gestatten.

C. K. Hoffmann (in Bronn's Klassen 1890) schreibt z. B. für die Plesiosaurier:

„Bei den Plesiosauriern kann die Zahl der Halswirbel mehr als 40 betragen, wiewohl sie im allgemeinen geringer ist; da keine Rippe, wie es scheint, mit dem Brustbein verbunden war oder wenigstens eine solche Verbindung, wenn sie bestand, nicht mehr nachzuweisen ist, wird es schwer, zwischen Hals- und Rückenwirbeln eine Grenze zu ziehen und man ist, um beide Arten von Wirbeln auseinanderzuhalten, auf einen anderen Weg, als den gewöhnlich betretenen angewiesen. Nun bleibt die Naht zwischen Wirbelkörper und oberem Bogen bei diesen Tieren eine beträchtliche Zeit, wenn nicht das ganze Leben hindurch bestehen, und die Flächen für die Gelenkung der Halsrippen, welche zuerst durchaus unter dieser Naht liegen, erheben sich allmählich in den hinteren Teilen des Halses, bis sie von derselben durchschnitten werden und endlich unter sie zu liegen kommen. Es stimmt nach Huxley sehr gut mit dem Bau der Krokodile[1]), wenn man den letzten Wirbel, an welchem die

[1]) Ich kann diesen Befund nicht bestätigen, weil z. B. bei Alligator lucius derjenige Querfortsatz, welcher nur noch vom Wirbelbogen gebildet wird, schon sehr weit im Rumpfgebiet liegt (nach der obigen Definition ist es der dritte Thoracalwirbel).

Rippengelenkfläche von der genannten Naht durchschnitten, als den letzten in der Reihe der Halswirbel auffasst."

Auch H. v. Meyer (1847—1855, pag. 30) verwendet dasselbe Merkmal, um die Zahl der Halswirbel von Nothosaurus festzustellen; er schreibt:

„Um einen Anhaltspunkt zu gewinnen, mittels dessen es möglich werde, einen Zahlenausdruck zu erlangen, der in den verschiedenen Spezies verglichen werden könne, schlägt Owen vor, jenen Wirbel als ersten Rückenwirbel zu bezeichnen, bei dem es zum erstenmal vorkommt, dass die Gelenkfläche zur Aufnahme der Rippe den Körper verlässt und sich in den oberen Wirbelbogen begibt."

H. v. Meyer zitiert die betreffende Arbeit Owens nicht; es scheint aber hier ein Missverständnis vorzuliegen, denn H. v. Meyer schreibt weiter:

„Wie wenig indess dieses Auskunftsmittel geeignet ist, die Zahl der Halswirbel genau anzugeben, ergiebt sich daraus, dass aus dem Muschelkalk Wirbel von Tieren, die mit Plesiosaurus verwandt sind, vorliegen, woran die Gelenkfläche zur Aufnahme der Rippe zum Theil vom oberen Bogen gebildet wird, ohne dass der Wirbel aufgehört hätte, ein ächter Halswirbel zu seyn."

Die Gelenkfläche für die Rippe wird nämlich bei den hinteren Halswirbeln sowohl vom Zentrum, als auch vom Bogen gebildet; dies geht auch aus dem Zitat von C. K. Hoffmann hervor.

Mit der Tatsache, dass in der hinteren Halspartie bei Sauropterygiern der Processus transversus vom Zentrum und Bogen gebildet wird — es entstehen zwei Gelenkflächen, welche durch einen Sulcus, in dem die Naht verläuft, getrennt sind — stimmt das Verhalten der hinteren Halsrippen überein, welche wohl bei allen diesen Formen zweiköpfig sind.

Dieses Unterscheidungsmerkmal, welches auf morphologischer Grundlage beruht, liess sich auch bei Pachypleurosaurus nachweisen, und dürfte für die Sauropterygier allgemeine Bedeutung besitzen.

Die von mir verwendeten Kriterien zur Abgrenzung der Hals-Rumpfgrenze möchte ich in folgenden Sätzen nochmals kurz zusammenfassen:

I. Der erste Thoracalwirbel ist derjenige, dessen Querfortsatz nur vom oberen Bogen gebildet wird. Der Querfortsatz trägt eine einheitliche Gelenkfläche.
II. Der letzte Halswirbel ist derjenige, dessen Querfortsatz vom Wirbelbogen und vom Zentrum gebildet wird.

Praktisch ist allerdings diese Grenze oft schwierig zu ermitteln, besonders, wenn die Skelette nicht vollständig freipräpariert werden können, weil die Grenzwirbel vielfach von Elementen des Schultergürtels bedeckt sind (Claviculae, Episternum). In den meisten Fällen liegen die Claviculae unter dem letzten Halswirbel; diese Tatsache lässt darauf schliessen, dass dies die ursprüngliche Lagebeziehung der Claviculae zur Wirbelsäule war. Wenn jedoch die Claviculae disloziert sind, kommen praktisch noch folgende, freilich nicht immer zuverlässige Merkmale in Betracht: die Neurapophyse ist im Halsgebiet dreieckig, in der Rumpfregion ⌒-förmig (siehe Fig. 20); Rippen: die Halsrippen sind relativ kurz, distal spitz auslaufend, die Rumpfrippen sind distal stumpf (wahrscheinlich Ansatzstelle für die knorpelige Verbindung mit dem Sternum).

Ich habe in der Tabelle der Wirbelzahlen (siehe Tabelle 7) überall, wo eine genaue Feststellung ohne Beschädigung des Skelettes nicht möglich war, die Unsicherheit der Abgrenzung zum Ausdruck gebracht. Die Unterscheidung von Thoracal- und Lumbalwirbeln wurde deswegen unterlassen,

weil bei Pachypleurosaurus eine morphologisch bedingte Grenze fehlt; es lässt sich vielmehr ein kontinuierlicher Übergang von Thoracal- in Lumbalrippen beobachten.

Die Beschreibung der Artikulationsverhältnisse der Rippen bedarf einiger allgemeiner Bemerkungen.

Für seitliche Wirbelfortsätze werden bei höheren Wirbeltieren die Bezeichnungen: Querfortsatz (Processus transversus), Parapophyse, Diapophyse verwendet.

Diese Benennungen werden von den verschiedenen Autoren (Owen, Gegenbaur, Wiedersheim, Schimkewitsch, Hoffmann (in Bronn's Klassen), Abel, Broili (in Zittel's Grundzügen) und anderen nicht gleichsinnig gehandhabt.

Ich verwende für die seitlichen Wirbelfortsätze bei höheren Wirbeltieren folgende Nomenklatur:

Mit dem allgemeinen Ausdruck Processus transversus (Querfortsatz) bezeichne ich alle seitlichen Fortsätze eines Wirbels.

Es lassen sich zwei Arten von Processus transversi unterscheiden:

1. Parapophyse = Fortsatz, welcher seitlich des Wirbelkörpers entspringt.
2. Diapophyse = Fortsatz, welcher seitlich der Neurapophyse aufsitzt.

Ein Wirbel kann an Querfortsatzbildungen entweder nur eine Parapophyse, oder nur eine Diapophyse oder aber beide Arten von Fortsätzen besitzen. Die Grenze zwischen Parapophyse und Diapophyse bildet die neurozentrale Naht. Wenn also am Wirbelkörper zwei Fortsätze auf-

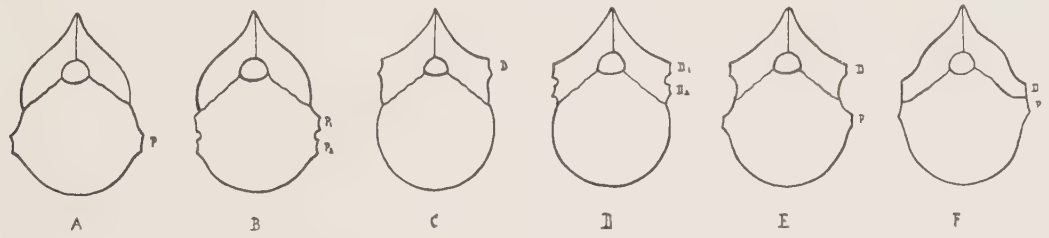

Fig. 10. Schema der seitlichen Wirbelfortsätze bei höheren Vertebraten.
A = Parapophyse, B = doppelte Parapophyse, C = Diapophyse, D = doppelte Diapophyse, E = Diapophyse und Parapopyhse mit getrennten Gelenkflächen, F = Gelenkfläche besteht aus Diapophyse und Parapophyse.

treten, so handelt es sich um eine zweiteilige Parapophyse z. B. an den Wirbelkörpern des Rumpfes der Ichthyosauriden. Wenn der Querfortsatz eines Wirbels von der neurozentralen Naht durchschnitten wird, dann ist am Aufbau des Processus transversus sowohl die Parapophyse, als auch die Diapophyse beteiligt; z. B. an den hinteren Halswirbeln von Plesiosaurus, Pachypleurosaurus, Ceresiosaurus und andern. Wenn von der Neurapophyse zwei seitliche Fortsätze gebildet werden, so bezeichne ich dies als zweigeteilte Diapophyse (z. B. an den Rumpfwirbeln gewisser Dinosaurier, vgl. Fig. 10).

b) Halswirbelsäule.

Der Halsabschnitt der Wirbelsäule ist bei Pachypleurosaurus nur ausnahmsweise gut erhalten; meist sind die Wirbel sehr stark zerquetscht, so dass eine genaue Beschreibung nur mit einer genügend grossen Anzahl von Exemplaren möglich wird. Die Halswirbel zeigen sich dem Beschauer oft in reiner Dorsal- bzw. Ventrallage; daneben sind aber Fälle von Seitenlage der Wirbel nicht selten.

Das Aussehen der Halswirbelsäule ist bei den einzelnen Individuen sehr wechselnd. Dies hängt damit zusammen, dass der Grad der Pachyostose bei den einzelnen Exemplaren wechselt, es liegt mir auch eine Anzahl von Individuen vor, deren Skelett keine äusserlich sichtbare pachyostotische Veränderung erkennen lässt (vgl. Abschnitt: Pachyostose und Osteosklerose, pag. 48). Der vordere Teil der Halswirbelsäule zeigt nur in wenigen Fällen diese typische Verdickung, nämlich nur dann, wenn das übrige Skelett maximal von der Pachyostose erfasst ist. Wie weit die Pachyostose das Aussehen der einzelnen Skelettelemente beeinflussen und verändern kann, werde ich noch verschiedenerorts zeigen können.

Die Halswirbel von Pachypleurosaurus nehmen von vorn nach hinten etwas an Grösse zu. Die hinteren Halswirbel sind im allgemeinen breiter als lang wie die Thoracalwirbel, während die vorderen Wirbel der Cervicalregion eher länger als breit sind.

Die Länge der Halswirbelsäule beträgt etwa $^1/_7$ bis $^1/_9$ der Gesamtlänge des Tieres. Verglichen mit anderen Formen ist dieser Sauropterygier eine relativ kurzhalsige Form. Die Zahl der Halswirbel variiert innerhalb weiter Grenzen, wie aus der Tabelle hervorgeht: (siehe Abschnitt: Variationsbreite pag. 55). Die extremen Fälle stellen die Halswirbelzahlen 13 (Ex. 62) und 21 (Ex. 77) dar; zwischen diesen Grenzen finden wir alle Übergänge. Die Tatsache, dass die Halswirbelzahl bei diesem Sauropterygier so stark variiert, ist von grosser Tragweite, weil sie uns klar beweist, dass Halswirbelzahlen (und Wirbelzahlen überhaupt, siehe Tabelle 7) zum mindesten zur Abgrenzung von Gattungen und Arten nicht verwendet werden dürfen. Pachypleurosaurus ist heute der einzige Sauropterygier, über dessen Variation wir eingehender unterrichtet sind. Wir dürfen aber mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die übrigen Sauropterygier in ähnlicher Weise grosse Variationsbreiten aufweisen, so dass in der Abtrennung von neuen Gattungen und Arten die grösste Reserve und Vorsicht geboten ist (vgl. Abschnitt Systematik etc., pag. 64).

Gewisse Skelettelemente von Pachypleurosaurus, so vor allem der Schultergürtel und die Vorderextremität, zeigen deutliche, aber noch relativ geringe Anpassungserscheinungen ans Wasserleben, vgl. Abschnitt „Anpassungstypus", pag. 70. Möglicherweise steht die grosse Variation der Wirbelzahlen ebenfalls mit der aquatilen Anpassung im Zusammenhang.

Atlas:

Der Atlas ist bei keinem Exemplar des vorliegenden Materials in seiner ursprünglichen Lage erhalten geblieben. Die folgende Darstellung der Atlasverhältnisse bei Pachypleurosaurus bedarf deshalb einer Bestätigung durch besser erhaltene Funde, die aus der Bearbeitung des Gesamtmaterials zu erhoffen sind.

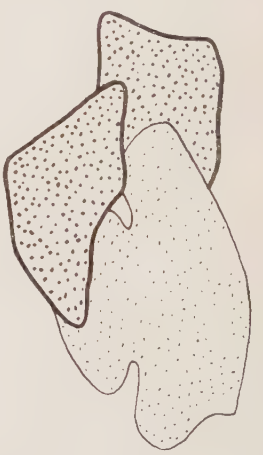

Fig. 11. Halbschematische Zeichnung der Atlasverhältnisse von Pachypleurosaurus Ex. 70. Die dickpunktierten Knochen stellen die dorsalen Partien des Atlas dar.

Der Atlasbogen besteht aus zwei Knochen, welche dorsal in der Medianebene zusammenstossen und dort wahrscheinlich durch Knorpel und Bindegewebe verbunden waren. So bilden die beiden Bogenhälften des Atlas von der Dorsalseite gesehen, eine kurze quere Spange, welche dorsal und seitlich das Rückenmark umfasst und beiderseits dorsolateral einen caudalwärts verlaufenden Fortsatz zur Gelenkung mit dem zweiten Halswirbel trägt (Postzygapophysen) (vgl. Rekonstr. Fig. 13). Dieser Befund konnte vor allem an den Ex. 70 und 74 (siehe Fig. 11 und 12) gemacht

werden. Bei Lariosaurus ist der dorsale Atlasteil einheitlich und besitzt einen senkrecht zur Längsachse des Tieres verlaufenden Kamm, der dem Atlasbogen der Pachypleurosaurier fehlt.

Fig. 12. Atlas und Epistropheus von Ex. 74. Dorsalansicht.

Die ventralen Elemente des Atlas sind viel schwieriger zu erkennen. Der Raum zwischen Schädel und Epistropheus ist sehr klein und meist von Knochenfragmenten erfüllt, welche ihre Zugehörigkeit zum Schädel oder zum Atlas nicht mehr erkennen lassen. In wenigen Fällen gestattet die Anordnung der Knochen im oben erwähnten Zwischenraum eine, wenn auch nicht ganz sichere Deutung. Ich möchte zwei Fälle beschreiben.

Ex. 54.

Die Schädelhinterseite scheint ihren natürlichen Zusammenhang — abgesehen von der dorso-ventralen Kompression — bewahrt zu haben. Pterygoid, Basioccipitale, Exoccipitalia und Gondylus occipitalis sind in relativ gutem Zustand der Erhaltung. Seitlich davon scheint auch das Quadratum in seiner Lage nicht gestört zu sein. Direkt hinter dem Condylus und mit ihm noch in Verbindung liegt ein unpaarer Knochen von unsicherer Form. Zu beiden Seiten dieses Knochens befindet sich je ein weiteres mehr oder weniger kugeliges Element. Medial, hinter diesem einen, unpaaren Knochen finden wir einen ebensolchen zweiten, dessen caudale Fläche mit dem Epistropheus in Verbindung steht und von ihm durch eine deutliche Naht getrennt ist. Dieser mediale Knochen besitzt auch seitlich Gelenkflächen,

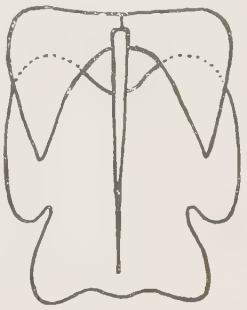

Fig. 13. Rekonstruktion von Atlas und Epistropheus in Dorsalansicht nach Ex. 70 und 74.

Fig. 14. Halbschematische Zeichnung von Atlas und Epistropheus in Ventralansicht. Ex. 54.

welche, wie es den Anschein hat, mit denjenigen des Epistropheus zusammen zum Ansatz der Epistropheusrippen dienen. Diese Rippen sind hier zerbrochen und zwar beidseitig gleich, so dass man den Eindruck hat, der Epistropheus sei cranial von fünf polygonalen Knochen umgeben. Lateral von der Epistropheusrippe findet sich nochmals je ein Element von undeutlicher Form (siehe Fig. 14).

Ex. 77.

Dieses Exemplar zeigt am Vorderende des Halses keinerlei pachyostotische Verdickung, im Gegensatz zum oben beschriebenen Exemplar 54. Deshalb sind die Knochenformen deutlicher, aber auch der Grad der Zerdrückung grösser. Der Epistropheus, welcher hier den natürlichen Zusammenhang mit dem dritten Halswirbel verloren hat und etwas seitlich verschoben wurde, hat im wesentlichen dieselbe Form, wie derjenige von Ex. 54. Auch in diesem Falle finden wir in der Medianebene vor dem Epistropheus zwei unpaare Knochen, wovon wiederum der hintere viel kleiner als der vordere ist. Hier sind die Epistropheusrippen deutlicher ausgebildet. Sie liegen, wie sich schon bei Ex. 54, vermuten lässt, seitlich am cranialen Ende des Epistropheuskörpers und reichen so weit nach vorn, dass sie sich seitlich an den unpaarigen Knochen vor dem Epistropheus anlegen. Auch der vordere, grössere unpaare Knochen besitzt jederseits ein Element, welches einer einköpfigen kleinen Rippe ähnlich ist. Vom Beschauer aus gesehen auf der linken Seite des Epistropheus liegen stark zertrümmerte Knochenfetzen, welche wahrscheinlich zum Epistropheusbogen gehören dürften (siehe Fig. 15).

Fig. 15. Halbschematische Zeichnung der Atlas- und Epistropheusverhältnisse in Ventralansicht Ex. 77.

Die Verhältnisse der Ventralseite des Atlas stimmen bei beiden Exemplaren im wesentlichen überein. In beiden Fällen finden wir zwischen der Occipitalregion des Schädels und dem Epistropheus zwei unpaare, in der Medianebene gelegene Knochen von ungleicher Grösse. Ich glaube kaum daran zweifeln zu müssen, dass das vordere, grössere Element die ventrale Partie des Atlas vorstellt, welche lateral die kleinen einköpfigen Atlasrippen trägt.

Viel schwieriger ist die Deutung des hinteren, sehr kleinen Knöchelchens, welches der cranioventralen Seite des Epistropheus aufsitzt. Dieser Knochen scheint weder zum Atlas noch zum Epistropheus zu gehören (der Epistropheus zeigt an der Stelle, wo dieses Element aufsitzt, eine kleine Abschrägung), er stellt also ein Knochenelement dar, welches zwischen den Epistropheus und Atlaskörper eingeschaltet ist. Ich möchte die Deutung dieses Knochens offen lassen, weil vielleicht bei der Durcharbeit des ganzen Materials noch weitere Anhaltspunkte für eine Deutung gewonnen werden können, und hier nur darauf hinweisen, dass es sich vielleicht um den Rest einer Hypapophyse oder um ein Interzentrum handeln könnte.

Epistropheus:

Der Epistropheus weicht in seinem Bau etwas von den übrigen Halswirbeln ab. Sein Bogen trägt Praezygapophysen, welche sich weit nach hinten ausdehnen und von den hinteren Gelenkfortsätzen nur durch kleine Kerben getrennt werden. Der Processus spinosus ist etwas höher und

kräftiger als bei den übrigen Halswirbeln; sein craniales Ende ragt etwas über den Atlas vor. Auch das Zentrum des Epistropheus besitzt charakteristische Merkmale. Wie schon im Zusammenhang mit dem Atlas erwähnt, artikulieren die Epistropheusrippen seitlich am vorderen Ende des Körpers, nicht in der Mitte, wie bei den übrigen Halswirbeln. Am ventralen vorderen Ende des Epistropheuskörpers lässt sich ebenfalls eine kleine Abschrägung erkennen, welche als Gelenkfläche für den hinteren, unpaaren Knochen, der beim Atlas beschrieben wurde, dient.

Die übrigen Halswirbel:

Die Halswirbel von Pachypleurosaurus, welche sich an den Epistropheus anschliessen, lassen in ihrem Bau Verhältnisse erkennen, welche im wesentlichen allen älteren Sauropterygiern zukommen. Bei Proneusticosaurus, Partanosaurus und Rhaeticonia kennen wir die Halswirbelsäule gar nicht, oder infolge des schlechten Erhaltungszustandes nur ungenügend. Der Halsabschnitt von Lariosaurus, Ceresiosaurus, Dactylosaurus und Anarosaurus ist gut bekannt.

Nach einer vorausgehenden genauen Beschreibung der Halswirbelsäule von Pachypleurosaurus werde ich versuchen, die prinzipiellen Merkmale der Cervicalregion dieser Formen zusammenzustellen.

Betrachtet man die Halswirbelsäule von Pachypleurosaurus in Dorsalansicht, so sieht man von der Neurapophyse, falls die Wirbel ihren natürlichen Zusammenhang bewahrt haben, nur den caudalen Teil. Das craniale Ende, welches die Praezygapophysen trägt, wird vom vorangehenden Wirbelbogen verdeckt. Der sichtbare, caudale Teil des Bogens besitzt auffällig starke Postzygapophysen. Von den Postzygapophysen aus ziehen wulstige Kämme gegen das craniale Ende des niedrigen Dornfortsatzes. Das Bild, das sich dadurch ergibt, lässt sich einigermassen mit einem gleichschenkligen Dreieck vergleichen, dessen Basis zur Längsachse des Wirbels quergestellt und leicht konkav, den caudalen Rand des Wirbelbogens darstellt. Die Schenkel des Dreiecks sind etwas konvex und die Ecken abgerundet. Der Processus spinosus stellt die Höhe dieses Dreiecks dar. Die Praezygapophysen, welche besser von der Ventralseite des Wirbels sichtbar sind, reichen ziemlich weit nach vorn unter die Postzygapophysen des vorangehenden Wirbels. Die Neurapophyse verwächst wohl zeitlebens nie vollständig mit dem Zentrum, es bleibt vielmehr eine neuro-zentrale Naht bestehen, welche uns ermöglicht, im ganzen Gebiet der Wirbelsäule die Lageverhältnisse des Processus transversus zu verfolgen. Ferner finden wir, besonders bei den vorderen Halswirbeln, dass der Wirbelbogen seitliche Knochenmassen entwickelt hat, die den Körper weitgehend umgreifen. Lateral, direkt unter dem Zygapophysengelenk, also an der Stelle, an welcher die seitlichen Bogenteile zweier benachbarter Wirbel zusammentreffen, bleibt eine Öffnung ausgespart, welche wohl dem Austritt der Spinalnerven gedient hat.

Das Zygapophysengelenk der Halswirbel von Pachypleurosaurus unterscheidet sich von der Gelenkverbindung der übrigen Wirbel dadurch, dass es nicht wie bei jenen horizontal liegt, sondern schräg gegen die Medianebene geneigt ist. Die Gelenkflächen sind klein und nicht ganz eben; dadurch wird die Bewegungsfähigkeit der Halswirbelsäule in verschiedenen Richtungen ermöglicht.

Die Wirbelkörper von Pachypleurosaurus sind platycoel oder ganz leicht amphicoel. Falls sie nicht von der Pachyostose erfasst sind, zeigen sie in der Mitte ihrer Längsachse eine schwache Einschnürung; gerade das Gegenteil finden wir bei pachyostotischen Zentra. Solche stark pachyostotische Zentra besitzen auch die Rumpfwirbel von Proneusticosaurus. W. Volz schreibt (pag. 124) die Wirbelkörper seien tönnchenförmig und ihre Gelenkflächen schwach konkav. Dieser Satz hat ebenfalls Geltung für alle ausgesprochenen pachyostotischen Wirbel von Pachypleurosaurus.

Die ersten zwei Halswirbel von Pachypleurosaurus tragen einköpfige Rippen; alle übrigen Halsrippen sind zweiköpfig. Diesem Verhalten entsprechend zeigen auch alle Halswirbel zwei Gelenkhöcker, welche durch einen mehr oder weniger tiefen Sulcus voneinander getrennt sind. Bei den

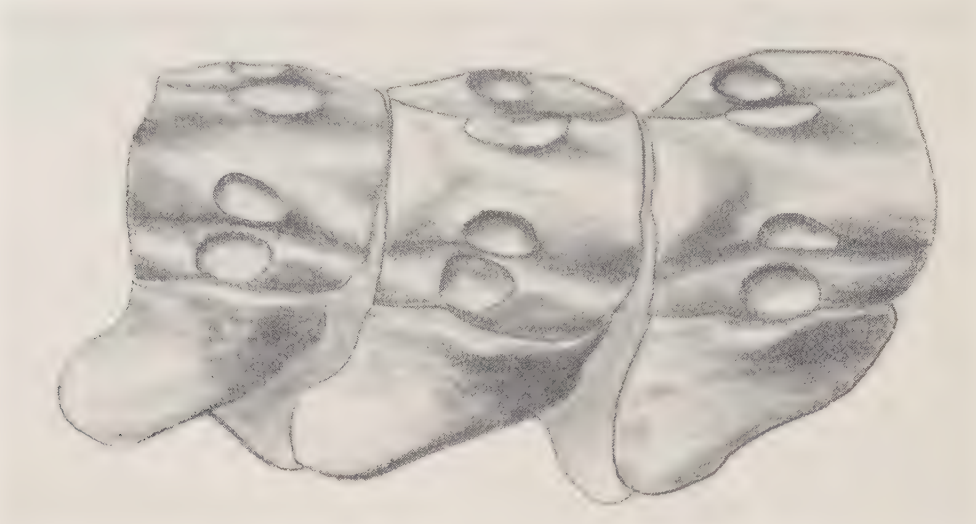

Fig. 16. Vordere Halswirbel von Pachypleurosaurus Ex. 59. Die Wirbel sind schräg von unten sichtbar.

vorderen Halswirbeln liegen beide Gelenkfortsätze am Wirbelkörper, ähnlich wie es bei den Wirbeln der Ichthyosaurier im Rumpfgebiet der Fall ist. Die beiden Gelenkfacetten dieser Parapophyse liegen nicht genau vertikal übereinander; die untere ist gegenüber der oberen etwas caudalwärts verschoben (siehe Fig. 16). Die Rinne, welche die Parapophyse in zwei Teile trennt, geht auch als schwache Längsfurche auf das Zentrum über. Die neuro-zentrale Naht verläuft direkt über der dorsalen Gelenkfacette. Das Tuberculum der vorderen Halsrippen schliesst sich dementsprechend an die dorsale Hälfte der Parapophyse, das Capitulum artikuliert mit ihrer ventralen Facette.

In der hinteren Halspartie beginnt ganz allmählich der Wirbelbogen am Aufbau des Querfortsatzes teilzunehmen, bis endlich der Processus transversus am ersten Thoracalwirbel als einheitliche Diapophyse in Erscheinung tritt. Der Prozess geht so vor sich, dass beide Gelenkfortsätze der Parapophyse ihre Höhenlage ändern, das heisst sich dorsalwärts verschieben, bis die dorsale Facette von der neurozentralen Naht durchschnitten wird und endlich als Diapophyse über diese Naht zu liegen kommt. Das Tuberculum der hinteren Halsrippen artikuliert also mit der Diapophyse, das Capitulum mit der Parapophyse. Zwischen beiden Gelenkflächen des Querfortsatzes finden wir auch in diesem Falle einen Sulcus ausgebildet, in welchem die neurozentrale Naht verläuft. Die hintersten Halswirbel zeigen die letzte Phase des Prozesses: Die nunmehr einheitlich gewordene

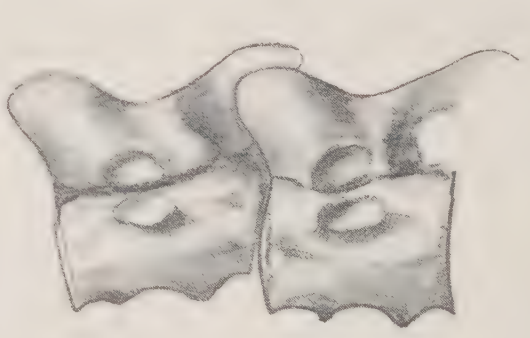

Fig. 17. Zwei Hintere Halswirbel in schräg seitlicher Ansicht. Ex. 87.

Parapophyse wird immer kleiner, die Diapophyse grösser, bis schliesslich am ersten Thoracalwirbel nur noch eine Diapophyse zu beobachten ist. Gelegentlich kann es bei den hinteren Halswirbeln vorkommen, dass die Diapophyse mit der Parapophyse zu einer grösseren Gelenkfläche verschmilzt, auf welcher man den Verlauf der neurozentralen Naht verfolgen kann. Dies ist auch der Fall bei Ex. 76 (Fig. 18).

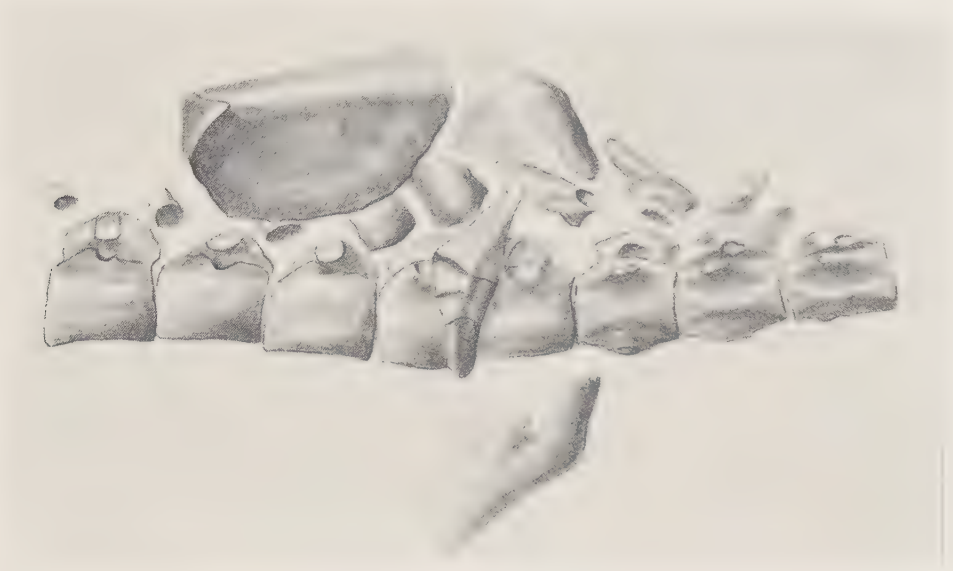

Fig. 18. Übergang Hals-Rumpfwirbelsäule bei Pachypleurosaurus Ex. 76.

Vergleicht man die Halswirbelsäule verschiedener Nothosauriden miteinander, soweit dies bis heute möglich ist, so sieht man, dass folgende Merkmale wohl allen gemein sind:

1. Die Zahl der Halswirbel ist relativ gross.
2. Von der Dorsalseite repräsentiert sich die Neurapophyse als ungefähr gleichschenkliges Dreieck, dessen Basis caudalwärts schaut.
3. In der vorderen Hälfte der Halsregion ist der Querfortsatz als doppelte Parapophyse, in der hinteren Hälfte als Parapophyse und Diapophyse ausgebildet.

c) Rumpf-Lendenwirbelsäule.

Die Thoracal- und Lumbalwirbel sind bei Pachypleurosaurus sehr kräftig entwickelt; sie sind breiter als lang, in manchen Fällen sogar doppelt so breit als lang. Es besteht aber kein Zweifel, dass dieses Verhältnis zu einem bedeutenden Teil durch die dorso-ventrale Kompression hervorgerufen wurde, denn an isolierten Wirbeln sieht man häufig, dass das Zentrum mit der ventralen Fläche des Wirbelbogens fest zusammengepresst ist und dass die Bogenteile seitlich auseinandergewichen sind. An den guterhaltenen Stücken ist eine solche Zerdrückung nicht vorhanden; dies lässt sich am besten an Querschliffen durch einzelne Wirbel nachweisen. Der Neuralkanal ist in den meisten Fällen von Kalcit erfüllt und dürfte seine ursprüngliche Form bewahrt haben. Die Rumpfwirbel von Pachypleurosaurus sind kurz; ihre Zahl (17 bis 23—24) ist für Nothosauridenverhältnisse normal. Dennoch erscheint der Rumpf als Ganzes keineswegs gedrungen wie bei Plesio-

saurus, sondern eher schlank. Die Wirbel der Rumpfregion sind etwas länger, als diejenigen von Ceresiosaurus.

Die vordere Rumpfregion scheint bei Pachypleurosaurus derjenige Ort zu sein, von welchem aus sich die Pachyostose nach allen Richtungen ausbreitet, denn hier ist die Verdickung am stärksten ausgeprägt. Die Processus spinosi sind bei Pachypleurosaurus im allgemeinen sehr niedrig, dies ist bei allen stark verdickten Wirbeln der Fall. Je schwächer die Pachyostose ausgebildet ist, desto höher erscheinen die Dornfortsätze. Bei Exemplaren, deren Skelett keinerlei Verdickung zeigt, wie dies bei allen Funden aus der obersten bis jetzt ausgebeuteten Fundstelle „Alla Cascina" zu beobachten ist, besitzen die Processus spinosi eine beträchtliche Höhe; sie entspricht etwa der dorso-ventralen Ausdehnung des Wirbelkörpers.

Die Neurapophyse ist bei verdeckten Praezygapophysen ungefähr ⌒-förmig, nicht mehr dreieckig, wie bei den Halswirbeln. Dieses Merkmal kann manchmal zur praktischen Abgrenzung von Hals- und Rumpfgebiet der Wirbelsäule verwendet werden (vgl. pag. 18). Die Zygapophysengelenkflächen liegen horizontal, was eine vorwiegend nur seitliche Bewegung ermöglicht. Direkt hinter den Praezygapophysen erheben sich die nunmehr kräftig entwickelten Diapophysen, welche, leicht caudalwärts gerichtet, Gelenkfacetten zum Ansatz der einköpfigen Rumpf- und Lendenrippen tragen. Die Gelenkflächen sind in dorso-ventraler Richtung fast doppelt so lang, als in cranio-caudaler Richtung. Von der Dorsalseite gesehen, ragen die Diapophysen seitlich etwas über die übrigen Bogenteile vor. Die Zentra zeigen im Rumpfgebiet typische Tönnchenform, wenn sie pachyostotisch sind, anderenfalls aber einfache Zylinderform; ihr Querschnitt ist kreisrund.

Die Form der Rumpfwirbel variiert sehr stark.

Diese Variation beruht vor allem auf dem bei jedem Individuum verschiedenen Grad der pachyostotischen Veränderung der Knochenelemente. Während die einzelnen Teile des Skelettes von Funden aus den jüngsten Schichten („Alla Cacsina") den Eindruck grosser Beweglichkeit hinterlassen, zeigen einige Exemplare aus tieferen Horizonten („Acqua del Ghiffo" cav. sup.) geradezu sirenenhaft plumpe Wirbel und Rippen.

Ein Versuch, Lumbalwirbel von Thoracalwirbeln zu unterscheiden ist deswegen aussichtslos, weil eine sichere Grenze zwischen beiden Regionen bei Pachypleurosaurus nicht besteht. Zwar zeigen die Rippen, welche den hintersten Rumpfwirbeln anhaften, eine etwas andere Form als die übrigen Rumpfrippen (siehe Fig. 24), aber diese Form ist wechselnd; es vollzieht sich ferner im hinteren Drittel des Rumpfes ein allmählicher Übergang von der einen in die andere Rippenform.

d) Sacralwirbelsäule.

Die Sacralregion besteht bei Pachypleurosaurus, wie schon B. Peyer angibt, in den einen Fällen aus drei, in anderen aus vier Wirbeln. Sie unterscheiden sich von den Rumpfwirbeln durch die Formverschiedenheit der Neurapophyse und die Lageverhältnisse ihrer Querfortsätze. Während die Form der Neurapophyse von der Dorsalseite gesehen bei den Halswirbeln mehr oder weniger dreieckig, bei den Thoracalwirbeln ⌒-förmig aussieht, geht die letztere Form bei den Sacralwirbeln in ein Rechteck über. Bei der Beschreibung der Halswirbelsäule konnte ich zeigen, wie die Querfortsätze nicht immer dieselbe Lage am Wirbel einnehmen, dieser Befund wurde schon verschiedentlich bei anderen Sauropterygiern gemacht z. B. bei Nothosaurus (H. v. Meyer 1847—1855, pag. 30). Bei

Pachypleurosaurus lässt sich die Lage der Querfortsätze im ganzen Gebiet der Wirbelsäule verfolgen. Am vorderen Teil der Wirbelsäule können wir einen allmählichen Übergang von einer Parapophyse in eine Diapophyse beobachten; bei den Sacralwirbeln finden wir den umgekehrten Vorgang: Einen Übergang der Diapophyse der Rumpfwirbel in die Parapophyse der Schwanzwirbel. Der letzte Rumpfwirbel zeigt noch eine einheitliche Diapophyse, der dritte Caudalwirbel eine ebensolche Parapophyse. Die Sacral- und die beiden vordersten Caudalwirbel besitzen einen Querfortsatz, dessen Gelenkfläche von der neurozentralen Naht in einen dorsalen Diapophysen- und einen ventralen Parapophysenteil getrennt wird. Beim ersten Sacralwirbel ist das Verhältnis noch ungleich

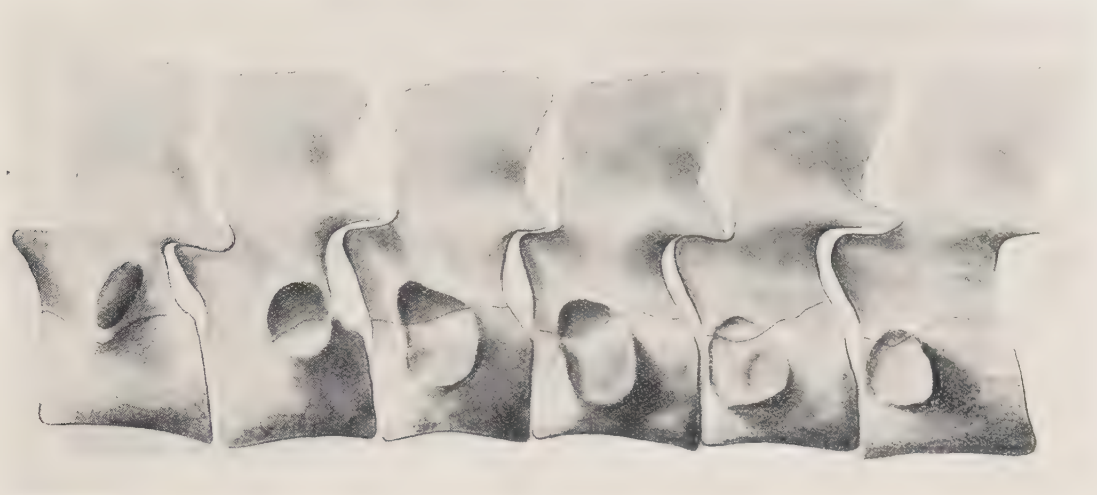

Fig. 19. Sacralabschnitt der Wirbelsäule von Pachypleurosaurus Ex. 35 mit den angrenzenden Wirbeln des Rumpf- und Schwanzabschnittes.

zugunsten der Diapophyse, aber schon beim zweiten Kreuzwirbel ist der Anteil der Parapophyse der grössere. Die Gelenkfläche der Querfortsätze ist einheitlich und sehr gross; ihr craniocaudaler Durchmesser beträgt beim 2. und 3. Sacralwirbel ungefähr die halbe Länge des Zentrums, der dorsoventrale Durchmesser ca. $^2/_3$ dieser Länge. Die Gelenkflächen des ersten und vierten Sacralwirbels sind etwas kleiner. Die Artikulationsfläche selbst ist etwas konkav und ihre Oberfläche ist rauh; offenbar bestand eine sehr feste Verbindung der Sacralrippen mit diesen Querfortsätzen. Die Processus transversi der hinteren Rumpfwirbel und des ersten Sacralwirbels liegen in der caudalen Wirbelhälfte, beim zweiten Sacralwirbel liegen sie etwa in der Wirbelmitte und bei den folgenden Wirbeln in der cranialen Hälfte (siehe Fig. 19).

e) Caudalwirbelsäule.

Pachypleurosaurus ist ein ausgesprochen langgeschwänztes Reptil. Der Schwanz übertrifft das ganze übrige Skelett an Länge. Ex. 67 aus der Fundstelle „Alla Cascina" misst total 105 cm; davon entfallen auf den Schwanz 57 cm (Fadenmass). Dieses Verhältnis wird allerdings bei gewissen rezenten Echsen, z. B. Lacerta viridis (Ex. 38: Körperlänge total 34,5 cm; Schwanz 23,5 cm) weit übertroffen. Vergleichen wir aber mit anderen Sauropterygiern, so sehen wir, dass Pachypleurosaurus unter diesen Formen die grösste relative Schwanzlänge aufweist. Die Schwanzwirbelsäule

von Pachypleurosaurus erweckt, wohl infolge ihrer Länge, den Eindruck von Schlankheit und Beweglichkeit. Das craniale Drittel des Schwanzabschnittes wird von starken Wirbeln gebildet, welche hohe Dornfortsätze besitzen und kräftige Rippen tragen. Die Dorso-ventrale Ausdehnung dieser Caudalwirbel wird noch dadurch vergrössert, dass der Ventralseite der Zentren relativ grosse, flächenhafte Haemapophysen aufsitzen. Alle diese Einrichtungen ergeben zusammen ausgedehnte Ansatzflächen für eine bedeutende Schwanzmuskulatur. Die Grössenabnahme der Wirbel ist eine ganz allmähliche; sie beginnt schon im vordersten Teil des Schwanzes. Die letzten Wirbel sind bisweilen so klein, dass sie makroskopisch kaum voneinander unterschieden werden können.

Die Form der Neurapophyse von der Dorsalseite gesehen, ist bei den vorderen Schwanzwirbeln wiederum etwas verschieden von der Bogenform der Wirbel der übrigen Regionen. Die Neurapophyse hat hier mehr oder weniger die Form eines Trapezes, dessen parallele Seiten quer zur Längsachse der Wirbelsäule stehen. Die längere dieser beiden Seiten ist die vordere (siehe Fig. 20).

Im vordersten Drittel der Schwanzwirbelsäule erreichen die Dornfortsätze ihre grösste Höhe. Weiter hinten nehmen sie rasch an Höhe ab, um etwa in der Mitte der Schwanzregion ganz zu verschwinden. Der Beginn der Reduktion wird dadurch eingeleitet, dass die Dornfortsätze distal mehr oder weniger spitz zulaufen. Etwa in der Mitte des Schwanzes erstreckt sich die Reduktion auf die ganze Neurapophyse, sie bildet nur noch eine schmale Knochenspange, welche vorn und hinten Zygapophysengelenkflächen trägt.

Zwischen den Neurapophysenresten zweier benachbarter Wirbel bleibt ein ziemlich grosses Foramen ausgespart, welches seiner Lage nach eine Austrittsöffnung für die Spinalnerven darstellt Am Schwanzende fehlen die Neurapophysen vollständig; es bleiben nurmehr die Zentren übrig, wie dies ja auch bei den Schwanzenden vieler Säugetiere vorkommt. Die Zentra tragen im vorderen Schwanzabschnitt Parapophysen, an welche sich die freien Schwanzrippen anlegen. Die Querfortsätze der vordersten zwei Wirbel setzen sich wie in der Sacralregion aus Diapophyse und Parapophyse zusammen. Die Zahl der Caudalwirbel, welche Querfortsätze aufweisen, variiert zwischen 8 und 14. Ferner tragen die Zentren der vorderen Schwanzregion mit Ausnahme der zwei ersten Haemapophysen. Ihre Zahl dürfte sehr stark wechseln; der Schwanz von Ex. 68 („Alla Cascina") trägt bis zum 32. Wirbel Haemapophysen (in diesem Falle sind also deren 30 vorhanden). Bei Ex. 1 beträgt die Zahl der Haemapophysen etwa 20. Sie sitzen ventral am vorderen Ende des Wirbelkörpers. Die Gelenkfacetten für die Haemapophysen sind paarig und wohl ausgebildet; sie liegen zu beiden Seiten der Medianebene. Die Zahl der Schwanzwirbel variiert innerhalb weiter Grenzen (siehe Tabelle 7).

f) Zygosphen-Zygantrumverbindung der Wirbel.

Überraschenderweise konnte, laut freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. B. Peyer, an einem Exemplar von Ceresiosaurus, welches aus der Fundstelle „Alla Cascina" stammt und welches sich soeben in Präparation befindet, eine deutlich ausgebildete, starke Zygosphen-Zygantrumverbindung der hinteren Hals-, Rumpf-, Sacral- und vordersten Schwanzwirbel festgestellt werden.

Bei einer Nachprüfung des Pachypleurosauridenmaterials aus „Alla Cascina" zeigte sich dieselbe Wirbelverbindung, allerdings viel schwächer ausgebildet. In den meisten Fällen ist die Wirbelsäule der Pachypleurosauriden, wie auch der Ceresiosauriden so schön in situ erhalten, dass eine eventuelle Zygosphen-Zygantrumverbindung der Wirbel ohne Beschädigung der Stücke nicht nach-

weisbar ist. Bei Ex. 68 aus „Alla Cascina", von welchem leider nur der Schwanz und das Sacrum erhalten sind, wurde wahrscheinlich während der Kadavereinbettung die gegenseitige, innige Verbindung der Wirbel etwas gelockert. Die vier Sacralwirbel und die fünf proximalen Caudalwirbel zeigen schwach ausgebildete, aber dennoch deutlich sichtbare Zygosphen-Zygantrumverbindung. Bei Exemplaren aus älteren Schichten besteht eine solche Wirbelverbindung nicht. Die Basis des Dornfortsatzes ragt cranialwärts lediglich etwas über die Neurapophyse vor. Es wäre denkbar, dass dieser unbedeutende Vorsprung des Dornfortsatzes den Beginn der später auftretenden Zapfenbildung darstellt. Die Zygosphen-Zygantrumverbindung beschränkt sich jedenfalls auf das Rumpf-, Sacral- und vorderste Schwanzgebiet.

Bei den älteren Funden von Ceresiosaurus aus „Acqua del Ghiffo" ist die Zygosphen-Zygantrumverbindung der Wirbel nur schwach entwickelt. Ein einzelner Rumpfwirbel, welcher in der Arbeit von B. Peyer (1932, pag. 53, Textfig. 26) abgebildet ist, zeigt ein schwach ausgebildetes Zygosphen und ein ebensolches Zygantrum. Bei einem isolierten vorderen Schwanzwirbel (pag. 53, Textfig. 27) ragt, ähnlich wie bei den älteren Pachypleurosauriden, die Basis des Dornfortsatzes etwas cranialwärts vor. Am caudalen Ende des Wirbelbogens ist eine seichte Grube sichtbar. Bei den Funden von „Alla Cascina" ist sowohl bei Ceresiosaurus, als auch bei Pachypleurosaurus eine Weiterentwicklung dieser Verhältnisse zu beobachten.

Diese Art der Wirbelverbindung wurde bis dahin bei Nothosauriden nicht beschrieben. Zygosphen und Zygantrum sind aber andeutungsweise auch an einzelnen Wirbeln von Nothosaurus sichtbar.

Ein Wirbelbogen von Nothosaurus (wahrscheinlich ein Halswirbel) aus der hiesigen Sammlung zeigt ein deutlich ausgebildetes Zygosphen und auf der caudalen Seite der Neurapophyse eine entsprechende Grube. Auch bei H. v. Meyer (1847—1855) sind einige Nothosauridenwirbel abgebildet, welche dieselben Verhältnisse zeigen, z. B. Tafel 25, Fig. 1 und 2; die Halswirbel Tafel 23.

g) Die Wirbelsäule als Ganzes.

Das häufigste Lageverhältnis der Wirbelsäule zur Schichtfläche ist die Dorso-Ventrallage. Seitenlage der ganzen Wirbelsäule ist bei kleinen Pachypleurosaurusindividuen selten (Ex. 4); meist befindet sich nur der Hals- und Schwanzabschnitt in Seitenlage. Bei den Exemplaren aus der Fundstelle „Alla Cascina" ist häufig die ganze Wirbelsäule seitlich umgelegt. Hier hängt diese Lage (vgl. Abschnitt: Kadaverstellung pag. 47) offensichtlich mit den Vorgängen während der Kadavereinbettung zusammen.

Prinzipiell stimmt der Bau der Wirbelsäule bei Pachypleurosaurus mit demjenigen anderer Sauropterygier überein. Die Wirbelsäule von Pachypleurosaurus erhält ihr charakteristisches Gepräge durch die relativ niederen Dornfortsätze und durch den meist hohen Grad der Pachyostose. Die Form der Neurapophyse von der Dorsalseite gesehen, ist in den einzelnen Regionen verschieden. Die Form des Wirbelbogens der verschiedenen Regionen ist in Fig. 20 schematisch dargestellt.

Die Ansatzstelle der Querfortsätze an den Wirbeln ist nicht im ganzen Gebiet der Wirbelsäule dieselbe. Im vorderen Halsgebiet findet sich der Querfortsatz als doppelte Parapophyse, in der hinteren Halspartie als Parapophyse und Diapophyse, im Rumpf- Lendenabschnitt als einheitliche Diapophyse, in der Sacralregion wiederum als Diapophyse und Parapophyse und im Schwanz als

einfache Parapophyse. Mit anderen Worten: Die Ansatzstelle der Processus transversi liegt am Anfang und am Ende der Wirbelsäule am tiefsten und erreicht in der mittleren Thoraxgegend ihren höchsten Punkt (siehe Fig. 21).

Im ganzen Gebiet der Wirbelsäule liegen die Zygapophysengelenkflächen horizontal. Nur in der Cervicalregion sind sie etwas schief gegen die Medianebene geneigt. Die Gelenkflächen sind relativ klein und nicht ganz eben.

Der Rumpf- und Schwanzabschnitt der Wirbelsäule ist wohl hauptsächlich in horizontaler Richtung bewegungsfähig, der Hals dagegen auch in vertikaler Richtung.

Bei Funden aus „Alla Cascina" besteht zwischen den Wirbeln des Rumpf-, Kreuzbein- und vordersten Schwanzabschnittes eine Zygosphen-Zygantrumverbindung. Bei Funden aus älteren Schichten fehlt eine solche Wirbelverbindung. Ein kleiner, cranialwärts gerichteter basaler Vorsprung des Dornfortsatzes dürfte die erste Andeutung der späteren Zygosphenbildung vorstellen.

In der osteologischen Beschreibung habe ich verschiedentlich darauf hingewiesen, dass die Form der einzelnen Wirbel und damit der ganzen Wirbelsäule bei den einzelnen Individuen stark variiert. Die Ursache, welche diese Variation hervorruft, ist vor allem der wechselnde Grad der pachyostotischen Veränderung der Wirbel.

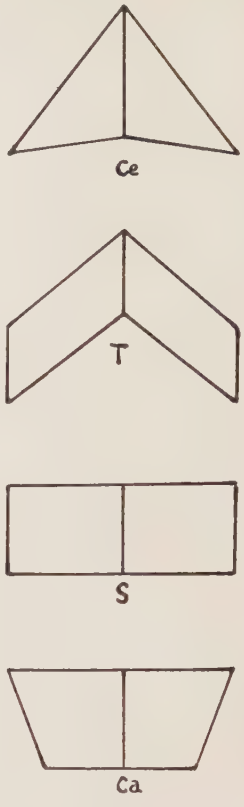

Fig. 20. Schematische Darstellung der Neurapophysenform in den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule bei Pachypleurosaurus.

Taxonomisch kommt den Wirbeln von Pachypleurosaurus nicht sehr grosse Bedeutung zu. Es ist ausgeschlossen, einen isolierten Wirbel von Pachypleurosaurus von einem solchen irgendeines anderen Pachypleurosauriden zu unterscheiden. Es ist auch schwierig, einen Halswirbel von Pachypleurosaurus von einem solchen von Lariosaurus zu unterscheiden, falls beide Wirbel gleich gross sind und der Pachypleurosauridenwirbel keine äusserlich sichtbare Pachyostose aufweist. Auch B. Peyer weist (1932b) anlässlich der Beschreibung eines Wirbelrestes aus der Lettenkohle der Schambelen darauf hin, dass die Wirbel von Pachypleurosaurus, Neusticosaurus, Anarosaurus und Dactylosaurus einander zum Verwechseln ähnlich sind.

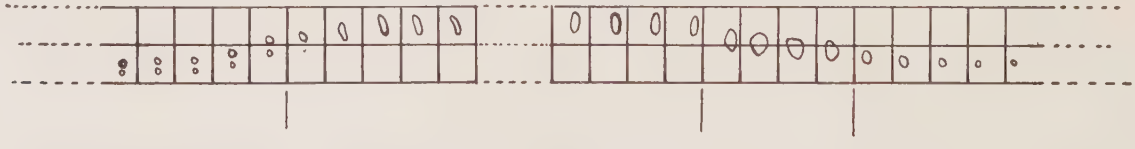

Fig. 21. Schematische Darstellung der Ansatzstellen der seitlichen Wirbelfortsätze in den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule von Pachypleurosaurus.

3. Rippen.

a) Halsrippen.

Die Halsrippen von Pachypleurosaurus sind mit Ausnahme der Atlas- und Epistropheusrippen zweiköpfig (Atlas- und Epistropheusrippen siehe Abschnitt: Halswirbelsäule!). Sie zeigen das charakteristische Aussehen aller vorderen Halsrippen der Sauropterygier, nämlich die Beilform. Vom Capitulum, bzw. Tuberculum aus verläuft bei den vorderen Halsrippen ein spitz endender Fortsatz nach vorne und ein ebensolcher, ungefähr gleich grosser nach hinten (Fig. 22A).

Fig. 22. Halsrippen von Pachypleurosaurus. A = vordere Halsrippe von Ex. 34 (ca. fünfte Rippe), B = hintere Halsrippe (zweitletzte Rippe) von Ex. 87.

In der mittleren Halspartie beginnt sich der craniale Fortsatz zu reduzieren, bis er im hinteren Halsabschnitt vollständig verschwindet. Der caudale Fortsatz vergrössert sich allmählich, so dass die letzte Halsrippe schon eine beträchtliche Länge erreichen kann (Fig. 22 B). Die Länge der vorderen beilförmigen Halsrippen beträgt etwa $^3/_4$ der Länge des entsprechenden Wirbelzentrums. Die hinteren Halsrippen können jedoch die Länge von 2 Wirbelzentren und noch mehr erreichen. Das Tuberculum der vorderen Halsrippen legt sich an die obere Hälfte der Parapophyse, das Capitulum an die untere an. Im hinteren Halsgebiet artikuliert das Capitulum immer noch mit der Parapophyse, während das Tuberculum mit der Diapophyse gelenkt. Zwischen Capitulum und Tuberculum der Halsrippen verläuft eine Rinne, welche je nach dem Grad der Pachyostose mehr oder weniger tief ist, oder sogar verschwinden kann.

Schon bei der Beschreibung der Halswirbel habe ich darauf hingewiesen, dass die Querfortsätze durch einen Sulcus voneinander getrennt sind. Bei den Halsrippen finden wir wiederum eine Rinne zwischen den Gelenkfortsätzen. Denken wir uns eine Halsrippe in situ erhalten, so ergänzen sich diese Rinnen zu einem Foramen. Die Vermutung liegt nahe, dass die Gesamtheit dieser Foramina der Halswirbelsäule zum Durchtritt eines Gefässes, nämlich der Arteria vertebralis gedient haben mochte.

Diesen Gedanken hat auch schon H. v. Meyer (pag. 30) ausgesprochen. Er vermutet aber, dass in diesen Öffnungen eher ein Band vorhanden war, welches eine stärkere Verbindung der Rippen mit den Querfortsätzen des Wirbels bewirkte. H. v. Meyer stützt diese Annahme auf die Tatsache, dass eine solche Öffnung nicht immer vorhanden ist, es besitzen z. B. innerhalb der Plesiosauriden die einen Formen solche Öffnungen, die andern nicht. Auch bei Pachypleurosaurus lässt sich dasselbe feststellen. Diejenigen Wirbel, welche eine solche Öffnung nicht erkennen lassen, sind ausnahmslos stark verdickt. Das Vorkommen oder Fehlen dieses Foramens hängt also hier vom Grad der Pachyostose ab.

b) Rumpf-Lendenrippen.

Die einköpfigen Rumpf-Lendenrippen sind, wie schon der Name Pachypleura besagt, pachyostotisch verändert (mit Ausnahme der Funde von „Alla Cascina“ und Strasse Crocifisso–Serpiano). Die Pachyostose beschränkt sich aber im allgemeinen auf den proximalen Teil der Rippen (siehe

Fig. 23). Distal enden besonders die vorderen Rumpfrippen mit einer quer zur Längsachse der Rippe stehenden, etwas rauhen Fläche, welche wohl als Ansatzstelle der sterno-costalen Knorpelspange gedeutet werden darf. Die hinteren Rumpfrippen, welche wahrscheinlich freie Rippen waren, laufen distal mehr oder weniger spitz aus.

Fig. 23. Rumpfrippen von Pachypleurosaurus: A = Ex. 54, B = Ex. 28, C = Ex. 15. A und B zeigen proximal Pachyostose.

Während bei pachyostotischen Individuen sowohl die vorderen, als die hinteren Rumpfrippen annähernd dasselbe Aussehen zeigen (die hinteren sind allgemein etwas schwächer gekrümmt), finden wir bei unverdickten Exemplaren zwei verschiedene Rippenformen, welche indessen nicht streng auseinander gehalten werden können, sondern durch eine Anzahl Übergangsstadien verbunden werden.

Die vorderen Rumpfrippen lassen keinerlei Besonderheiten erkennen. Ihr proximales Ende ist schwach verbreitert und trägt eine einfache Gelenkfläche. Rippen, welche äusserlich keine Pachyostose zeigen, erreichen ihren grössten Durchmesser direkt an der Gelenkfläche, ähnlich wie bei Phygosaurus; der grösste Durchmesser bei pachyostotischen Rippen liegt etwas distal von der Gelenkfacette. Die Krümmung ist in der proximalen Hälfte etwas grösser als in der distalen. Die hinteren Rumpfrippen unterscheiden sich von den vorderen hauptsächlich durch ihre Krümmung. Die Form und Stellung der hinteren Rumpfrippen ist besser aus Fig. 24 und 25 verständlich, als aus einer langen Beschreibung.

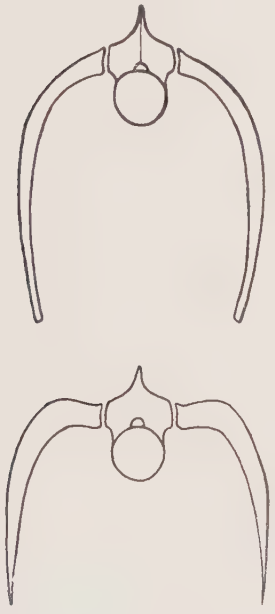

Fig. 25. Schematische Darstellung der Volumenverschiedenheit der vorderen und hinteren Rumpfpartie, welche durch die verschiedene Form der Rippen erzeugt wird.

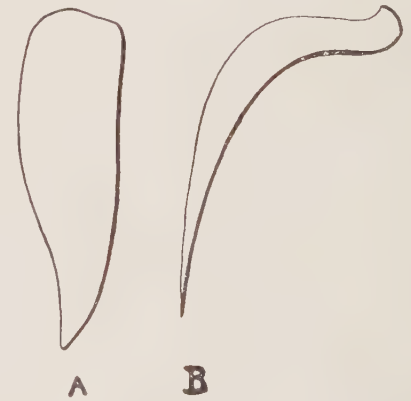

Fig. 24. Hintere Rumpfrippen von Pachypleurosaurus. A = Ex. 8, B = Ex. 67.

Bei den einen Exemplaren sehen wir diese schwach s-förmigen Rippen schon in der zweiten Rumpfhälfte auftreten, bei andern sind nur die beiden letzten Rippen so geformt, und wieder bei andern gar keine. Man kann das Vorkommen bzw. Fehlen dieser Rippen als eine der bei Pachypleurosaurus ja überaus häufigen Form-Variationen auffassen; anderseits lässt sich aber auch der Standpunkt vertreten, es handle sich um eine Geschlechtsdifferenz. Das Volumen des Körpers wird durch das Vorkommen von s-förmig gekrümmten Rippen grösser

(siehe Fig. 25). Diese Ausbildung der hinteren Körperhälfte wäre für die Zeit vor der Eiablage von funktioneller Bedeutung.

Fig. 26. Sacralrippe von Pachypleurosaurus Ex. 8.

c) Sacralrippen.

Die Sacralrippen sind kurze, massige Knochenstäbe, welche an beiden Enden Gelenkflächen tragen (Fig. 26). Da die distalen Gelenkflächen ziemlich gross sind, der dorsale Teil des Ilium dagegen klein, so müssen wir annehmen, dass nur zwei dieser Sacralrippen mit dem Ilium direkt artikulierten, die andern (eine oder zwei) durch straffes Bindegewebe mit ihm verbunden waren. Zwischen den einzelnen Sacralrippen bleibt ein kleiner Zwischenraum bestehen, was z. B. bei Lariosaurus und Ceresiosaurus nicht der Fall ist. Die Form der Sacralrippen ist sehr wechselnd. In Tafel 2, Abb. 7, sind Sacralrippen sichtbar, welche in ihrer Form erheblich von der sonstigen Ausbildung abweichen.

Fig. 27. Caudalrippe von Pachypleurosaurus Ex. 8.

d) Caudalrippen.

Die Caudalrippen von Pachypleurosaurus sind kurze, gerade Knochen, welche distal stumpf enden (Fig. 27) und im Gegensatz zu allen übrigen Rippen schräg cranialwärts gerichtet sind. Ihr proximaler Durchmesser ist wesentlich grösser als der distale; darin unterscheiden sie sich von den Sacralrippen, deren Durchmesser proximal und distal ungefähr gleich ist. Die erste Caudalrippe ist auch etwas länger als die Kreuzbeinrippen; gegen hinten nehmen die Schwanzrippen rasch an Länge ab.

4. Gastralia.

Die Bauchseite der Pachypleurosauriden ist, wie bei den übrigen Sauropterygiern, durch ein ziemlich festes Gastralskelett gepanzert. Diese dermalen Knochen werden nie von der Pachyostose erfasst, sie sind aber trotzdem bei den einzelnen Individuen verschieden stark entwickelt. Die einzelne gastrale Spange, bestehend aus einem unpaaren Mittelstück und je einem seitlichen Knochen (Fig. 28) ist, verglichen mit anderen Sauropterygiern einfach gebaut. Bei Ceresiosaurus, Lariosaurus, Proneusticosaurus, Anarosaurus, Phygosaurus etc. besteht eine Querspange im ganzen aus fünf Elementen: einem unpaaren Mittelstück und je zwei seitlichen Knochenspangen.

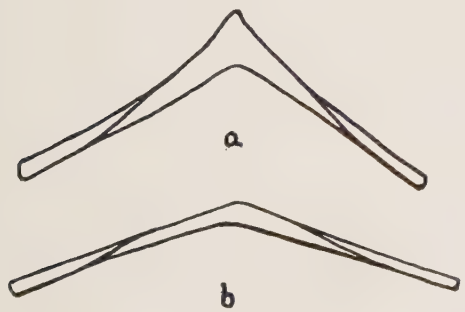

Fig. 28. Gastralia von Pachypleurosaurus: a = der vorderen Rumpfpartie, b = hintere Rumpfpartie.

Das unpaare Mittelstück ist V-förmig. Der Winkel, welcher von den beiden Schenkeln gebildet wird, nimmt von vorne nach hinten an Grösse zu. Dieser Winkel kann bei Pachypleurosaurus in der vorderen Rumpfpartie nahezu ein rechter sein, wiewohl er gewöhnlich grösser ist. Im hinteren Rumpf-

abschnitt kann er 170 Grad überschreiten. Die Winkelverhältnisse scheinen individuell stark zu variieren.

Die Zahl der Gastralia beträgt ca. 24 (Ex. 59); diese Zahl von Gastralia ist auf 12 Rumpfwirbel verteilt, so dass also auf einen Rumpfwirbel zwei Gastralia entfallen.

5. Haemapophysen.

Fig. 29. Haemapophysen von Pachypleurosaurus: a = von der Seite, b = von oben.

Exemplar 68, ein grosses Individuum, von dem leider nur das Sacrum, das Becken und der Schwanz vorhanden waren, zeigt die Formverhältnisse der Haemapophysen ausgezeichnet. Die „Chevron bones" artikulieren am vorderen, ventralen Ende eines jeden Schwanzwirbels (mit Ausnahme der ersten zwei, welche keine Haemapophysen tragen). Die zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Gelenkfortsätze sind durch eine tiefe Rinne getrennt. Die ventralen Teile dieser unteren Bogen vereinigen sich alsdann zu einer flachen, in der Medianebene gelegenen Knochenfahne, deren cranio-caudale Ausdehnung grösser als die dorso-ventrale ist. Die Gelenkfortsätze liegen nicht in der Mitte der Länge dieser Knochenplatte, sondern etwas caudalwärts verschoben (siehe Fig. 29). Die Zahl der Haemapophysen variiert ziemlich beträchtlich (siehe Schwanzwirbelsäule).

6. Schultergürtel.

Der Schultergürtel von Pachypleurosaurus ist in den meisten Fällen sehr massiv gebaut; grosse und auch relativ dicke Knochenplatten bedecken die Brust dieser Tiere. Zweifelsohne spricht ein solcher Gürtel für eine schon ziemlich weit gediehene Anpassung ans Wasserleben. Dieses Massigwerden des Schultergürtels lässt sich bei Funden verschiedenen geologischen Alters beobachten. Es besteht aber ein offensichtlicher Unterschied zwischen dem massiven Gürtel eines Exemplares aus der Fundstelle von „Acqua del Ghiffo" und einem solchen eines Individuums aus „Alla Cascina". Während nämlich beim ersten Tier die plumpe Form der Gürtelknochen durch weitgehende Osteosklerose, welche zu typischer Pachyostose geführt hat, entstanden ist, finden wir im zweiten Falle keine Pachyostose; der kräftige Brustgürtel ist bei diesen Tieren ein Merkmal höherer Spezialisation. Die starke Ausbildung des Gürtels steht bei diesen Individuen in enger Beziehung zur Spezialisation der Vorderextremität (siehe unten).

Fig. 30. Rekonstruktion des Schultergürtels von Pachypleurosaurus (Exemplar aus „Alla Cascina").

Von der Ventralseite gesehen stellt der Schultergürtel einen Knochenring vor, welcher cranial durch die Claviculae, caudal durch die Coracoide und lateral durch die Scapulae gebildet wird.

Seine Lage am fossilen Tier ist meist nicht mehr die ursprüngliche; man findet ihn bei Pachypleurosaurus, so weit ich es im Moment übersehen kann, überhaupt bei keinem Individuum vollständig in situ erhalten. Häufig sind durch die dorso-ventrale Kompression die Coracoide und Claviculae über den massigen Wirbeln und Rippen zerbrochen, oder aber schon im Kadaverzustand aus ihrem natürlichen Zusammenhang losgelöst worden. Die einzelnen Elemente an und für sich sind aber bei den meisten Exemplaren gut erhalten, so dass eine genaue Rekonstruktion keine grossen Schwierigkeiten bereitet (Fig. 30).

a) Scapula.

Die Scapula ist ein ziemlich ausgedehnter Knochen, welcher an seinem caudalen Ende bedeutende Dicke besitzt, cranialwärts aber in eine dünne Knochenplatte ausläuft und — darauf deutet eine feine Oberflächenlinie auf der Ventralseite der Clavicula hin — sich wahrscheinlich in einer Knorpellamelle fortsetzte. Am caudalen Ende und am hinteren Teil des inneren Scapularandes finden sich grosse Gelenkflächen, von denen die erstere mit dem Humerus, die andere mit dem Coracoid artikuliert. Hinten am lateralen Rand besitzt die Scapula ihre grösste dorso-ventrale Ausdehnung, indem nämlich auf der Dorsalseite der laterale Rand stark erhöht ist, und caudalwärts in einen zahnförmigen Fortsatz übergeht, welcher die eigentliche dorsale Entwicklung der Scapula vorstellt. Dieser Fortsatz kann $^3/_4$ bis $^4/_5$ der übrigen Scapulalänge erreichen. Die Form der glenoidalen Fläche der Scapula geht am besten aus der Zeichnung hervor (siehe Fig. 30 und 32).

H. v. Meyer bildet in seinem grossen Werk über die Saurier des Muschelkalkes typische Pachypleurosauridenscapulae ab, welche aus dem oberschlesischen Muschelkalk von Chorzow stammen (Tab. 66, Fig. 25 und Tab. 54, Fig. 27 und 30); auch die Form der in Tab. 54, Fig. 31 abgebildeten, nicht ganz vollständig erhaltenen Scapula, welche von demselben Fundort stammt ist für Tessiner Pachypleurosauriden typisch.

Die Scapulaform variiert bei Pachypleurosaurus ziemlich erheblich, die Variation beruht jedoch hauptsächlich auf dem wechselnden Grad der Pachyostose. Wenn wir ferner die Scapula eines Pachypleurosaurusexemplares aus den untersten Schichten („Tetto nuovo"), mit dem Schulterblatt einer Form aus den jüngeren Schichten („Alla Cascina") vergleichen (siehe Fig. 32 A und B), so lässt sich eine, in dieser Zeitspanne erfolgte Formveränderung der Scapula erkennen. H. v. Meyer bildet eine Anzahl Schulterblätter aus dem Muschelkalk ab (Tab. 33, Abb. 44 aus dem Saurierkalk von Jena; aus dem oberschlesischen Muschelkalk Tab. 54, Abb. 24, von Lagiewnik und Tab. 66, Abb. 21, 22, 23, 24 von Petersdorf), welche ihrer Form nach gewisse Ähnlichkeit mit Pachypleurosauridenscapulae aufweisen, welche aber, soweit mir das Tessiner Material ein Urteil erlaubt, nicht direkt zu Pachypleurosaurus gerechnet werden dürfen.

Ein stratigraphischer Vergleich der Fundorte von Chorzow mit denjenigen des San Giorgiogebietes würde über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausführen.

Es wäre möglich, dass die Scapulae der Fundstellen von Jena, Lagiewnik und Petersdorf gegenüber dem Tessiner Material primitiveren oder spezialisierteren Formen angehören könnten.

b) Coracoid.

Das Coracoid stellt eine grosse Knochenplatte vor, welche am lateralen Rand eine relativ grosse Facies glenoidalis zeigt; weiter cranialwärts finden wir die scapulare Artikulationsfläche. An diese Fläche schliesst sich in manchen Fällen ein procoracoidaler Einschnitt an, welcher aber auch fehlen kann. Von hier aus leitet der tief konkave Vorderrand des Coracoids zur Symphyse über, welche eine bedeutende Ausdehnung besitzt (ca. die Hälfte der grössten Länge des Coracoids) cranial und caudal divergieren die medialen Ränder der Coracoide, was vielleicht mit der Ausbildung eines knorpligen Sternums im Zusammenhang stand. Der caudale Rand des Coracoids ist wesentlich schwächer konkav als der craniale. Er führt, schräg nach vorne ziehend, zur Facies glenoidalis.

Die Facies glenoidalis scapulae und diejenige des Coracoids bilden ganz ähnlich, wie bei Nothosaurus (H. v. Meyer Tab. 34, Fig. 1), die Artikulationsfläche für den Humerus. Die Form der Coracoide wechselt bei Pachypleurosaurus sehr stark. Vielleicht waren am Aufbau des Schultergürtels noch ausgedehnte Knorpelmassen beteiligt, so dass der Verknöcherungsprozess bei den einzelnen Individuen verschieden weit fortgeschritten sein könnte. Die Coracoide der Funde aus „Alla Cascina" sind denjenigen von Nothosaurus sehr ähnlich. Die Coracoide der Funde von „Acqua del Ghiffo" und „Tetto nuovo" stimmen eher überein mit den Abbildungen Tab. 33, Fig. 10a und b bei H. v. Meyer loc. cit.

c) Clavicula.

Die beiden Claviculae schliessen an ihrer Symphysenstelle den cranialen Teil des Schultergürtelringes. Sie bilden eine quer zur Längsachse des Tieres verlaufende Spange, welche an der Symphyse ihre geringste cranio-caudale Ausdehnung aufweist. Von dieser Stelle aus ziehen sie unter beständiger Zunahme ihrer Breite zu den cranialen Enden der Scapulae; sie erreichen dort etwa ihre maximale Breite. Von hier aus ändern sie ihre Richtung, indem sie schräg nach hinten und aussen ziehen und unter ständiger Abnahme ihrer Breite und Dicke, auf der Dorsalseite der Scapulae, mit welchen sie fest verbunden sind, enden.

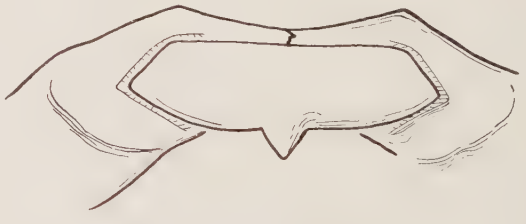

Fig. 31. Form der Interclavicula von Ex. 59.

Die Claviculasymphyse ist nur selten gut zu sehen, weil diese Stelle über den Wirbelzentren meistens stark zerbrochen ist, und weil sie von der Interclavicula grösstenteils verdeckt wird. Wenn das Episternum seine natürliche Lage bewahrt hat, wie dies bei einigen grossen Individuen der Fall ist, so sieht man cranial auf ein kurzes Stück die Claviculasymphyse. Die Claviculae schliessen sich hier in zackiger Naht zusammen (Fig. 30, 31, 32).

Die Interclavicula oder das Episternum ist der Ventralseite der Claviculae aufgelagert, und zwar so in die Claviculae eingesenkt, dass kein nennenswerter Niveauunterschied zwischen den Oberflächen der beiden Knochen besteht. Die Form der Interclavicula variiert. Bei Exemplaren aus „Alla Cascina" hat sie etwa die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze caudalwärts schaut und dessen Basis quer zur Längsachse des Skelettes steht. In anderen Fällen erscheint sie uns als langgestreckte schmale Knochenspange, welche dem caudalen Rand der Clavicula aufsitzt und ebenfalls in der Medianebene einen kurzen caudalgerichteten Fortsatz besitzt.

Die Form der Interclavicula des Typusexemplars von Ceresiosaurus lässt sich ebenfalls mit einem gleichschenkligen Dreieck vergleichen; hier schaut aber im Gegensatz zu Pachypleurosaurus die Spitze dieses Dreiecks cranialwärts. An einem kleinen, noch nicht publizierten Ceresiosaurusskelett habe ich den Eindruck gewonnen, dass die Interclavicula eher dem Verhalten bei Pachypleurosaurus entspricht. Dagegen konnte ich eine Form des Episternums, wie sie beim Typusexemplar von Ceresiosaurus vorliegt, bei Pachypleurosaurus nirgends beobachten.

Wenn wir den Schultergürtel als Ganzes betrachten, so ist vor allem noch folgende Tatsache von Interesse: Die ventralen Elemente des Schultergürtels bilden einen Ring, welcher in der Mitte eine Öffnung freilässt. Ursprünglich war diese Öffnung vermutlich teilweise oder vollständig von einer Knorpelplatte ausgefüllt, welche natürlich beim Fossilisationsprozess zerstört worden ist. Wenn wir diese Öffnung bei einem Jungtier und bei einem ausgewachsenen vergleichen (siehe Fig. 30 und 32 B), so sehen wir, dass sie beim jungen Individuum relativ grösser als beim ausgewachsenen ist.

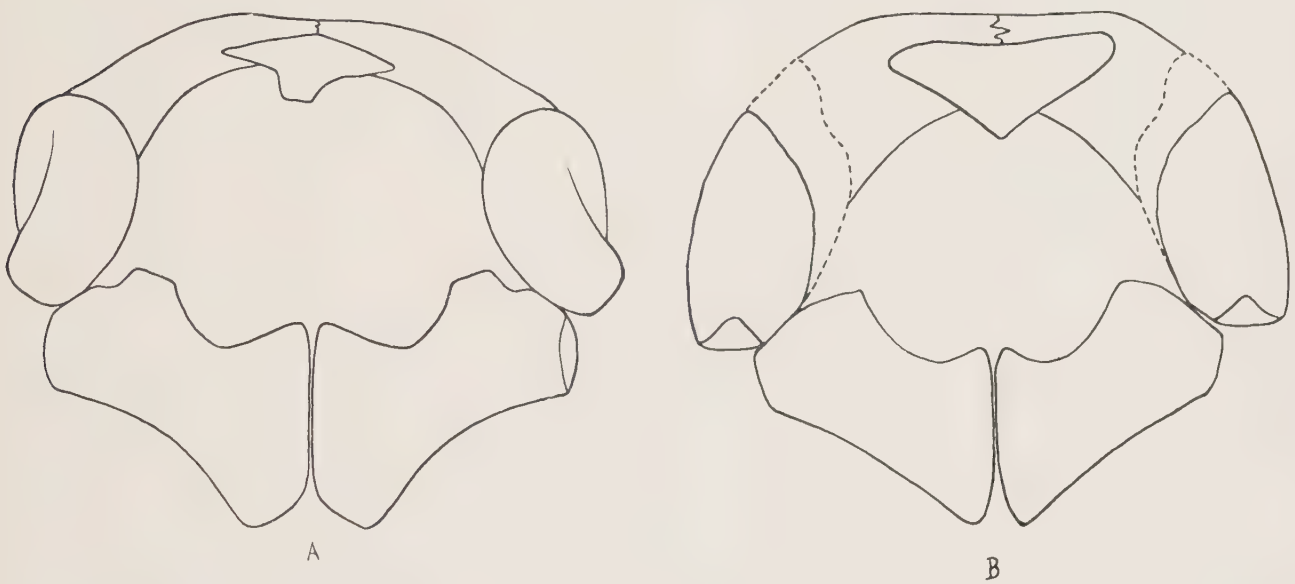

Fig. 32. Schultergürtel von Pachypleurosaurus. A = Ex. 10, B = Ex. 48. Die Individuen sind ungefähr gleich gross, aber A aus dem „Tetto nuovo“ und B aus „Alla Cascina“.

Beim Vergleich derselben Öffnung an geologisch älteren und jüngeren Exemplaren zeigt es sich, dass die geologisch jüngeren Formen die relativ kleinere Öffnung aufweisen (siehe Fig. 32 A und B). Diese Tatsache dürfen wir als Anpassungserscheinung werten; ein Vergleich mit den Plesiosauriden zeigt, dass dort die ventralen Elemente des Schulter- und Beckengürtels zu ausgedehnten Platten umgewandelt worden sind.

7. Vorderextremität.

Die Vorderextremität von Pachypleurosaurus ist in den meisten Fällen eng an die Elemente des Thorax angelegt. Diese Stellung lässt sich auch bei langsam schwimmenden Krokodilen beobachten, indem bei diesen Reptilien die Fortbewegung im Wasser durch schlängelnde Bewegung des Thorax und Schwanzes geschieht und nur untergeordnet durch Paddelbewegungen der Hinterextremität unterstützt wird; die Vorderextremität dagegen wird eng an den Körper angelegt.

Eine auffallende Analogie besteht unzweideutig zwischen der Körperhaltung eines langsam schwimmenden Krokodiles (diese Beobachtung habe ich an Tieren gemacht, welche im Zoologischen Garten in Zürich gehalten werden) und der häufigsten Kadaverstellung der Pachypleurosauriden. Diese Kadaverstellung hat zur Folge, dass die äusserst zarten Knochen des Autopodiums der Vorderextremität meist unter die Rippen zu liegen kamen, und deshalb der Präparation unzugänglich sind. Nur bei einigen wenigen Exemplaren steht die Vorderextremität etwas vom Körper ab; bei diesen Individuen konnte die Phalangenformel ermittelt werden.

Die Vorderextremität als Ganzes stellt ein biologisch höchst interessantes Organ dar. Sowohl unter lebenden wie unter fossilen Reptilien ist mir keine Form bekannt, welche einen ähnlichen Bau der Vorderextremität zeigt. Der Humerus ist zweifelsohne nach Form und Grösse dasjenige Element, welches von allen Knochen des ganzen Skelettes am stärksten variiert. Es lassen sich am ganzen, mir zur Verfügung stehenden Material von 105 Individuen keine zwei Humeri finden, welche, selbst bei gleichen Körperdimensionen, in Form und Grösse vollständig übereinstimmen (vgl. Fig. 33).

An das äusserst variable Stylopodium schliesst sich ein ebenso konstantes Zygopodium an. Das Form- und Lageverhältnis des Zygopodiums zusammen mit den proximalen Elementen des Autopodiums wurde denn auch neben anderen als charakteristisches Merkmal für die Familie der Pachypleurosauridae erkannt.

a) Humerus.

Der Humerus ist ein massiver Knochen, welcher proximal etwas und distal sehr stark verbreitert ist. Sein Querschnitt ist in der Mitte kreisrund, am proximalen Ende polygonal mit abgerundeten Ecken und am distalen Ende unregelmässig oval. Der Vorder- bzw. Aussenrand des Humerus kann geradlinig, schwach nach aussen konkav oder konvex sein, während der Innenrand gegen die Medianebene wechselnd stark konkav ist. Das proximale Ende des Humerus trägt eine ausgedehnte Gelenkfläche, welche in einen scapularen und einen coracoidalen Anteil zerfällt. Die Gelenkfläche als Ganzes lässt auf eine ziemlich grosse Bewegungsfähigkeit schliessen, welche dadurch ermöglicht wird, dass die mehr oder weniger runde Gelenkfläche zipfelartige Ausbuchtungen zeigt (siehe Fig. 34). Diese Ausbuchtungen bilden Teile der Kalotte eines Kugelgelenkes. Die distale Gelenkfacette, welche die Verbindung mit dem Zygopodium unterhält, ist so beschaffen, dass eine freie Beweglichkeit wohl nicht mehr möglich war (vgl. Fig. 33).

Die in H. v. Meyer (Saurier des Muschelkalkes 1847—1855) abgebildeten Humeri macrotracheler Saurier, Tab. 32, Fig. 4, 6, 7, 10, 13, sowie Tab. 54, Fig. 9 und Tab. 66, Fig. 40, können alle, trotz ihrer grossen Verschiedenheit, Humeri von Pachypleurosauriden sein. Die Variationsbreite ist, wie aus dem Tessiner Material hervorgeht, derart gross, dass es keinesfalls möglich ist, innerhalb der Pachypleurosauriden im weitesten Sinne auf Grund der Humeri Genera oder sogar Spezies zu unterscheiden, denn gerade der Humerus ist bei diesen Tieren der variabelste Knochen des ganzen Skelettes.

Die Oberfläche des Humerus lässt zahlreiche Gräten und Insertionsflächen erkennen, welche mehr oder weniger deutlich ausgebildet sein können. Der proximale Teil des Humerus zeigt von der Dorsalseite gesehen eine Crista, welche parallel zur Längsachse des Knochens verläuft; bisweilen kann aber an dieser Stelle auch ein Insertionshöcker oder nur eine Tuberositas vorhanden

sein. Diese Crista, welche übrigens keinen scharfen Kamm besitzt, lässt sich mehr oder minder deutlich bis zum distalen Ende des Humerus verfolgen, wo sie immer als sanfte Knochenwelle

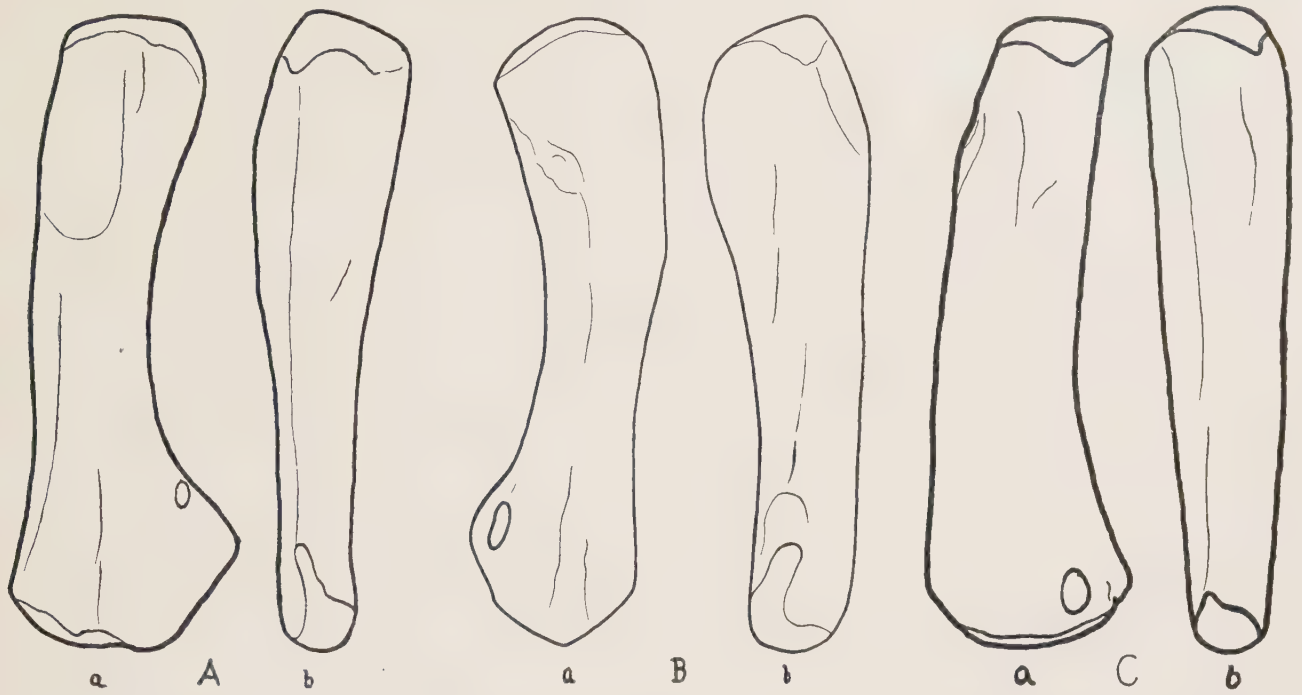

Fig. 33. Humeri von Pachypleurosaurus: A = Ex. 51, B = Ex. 54, C = Ex. 24; a = von der Dorsalseite, b = von hinten bzw. innen.

deutlich in Erscheinung tritt. Das Distalende wird dadurch in eine äussere bzw. vordere und eine innere sanfte Fossa getrennt. Am Rande dieser inneren Grube liegt das kleine, leicht ovale Foramen entepicondyloideum.

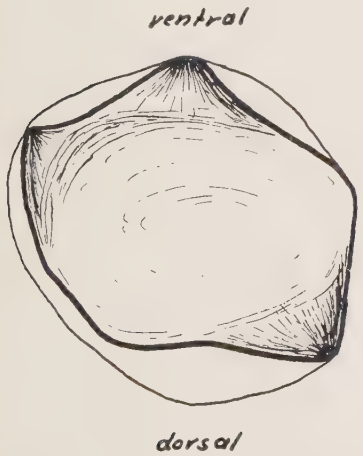

Fig. 34. Proximale Humerusgelenkfläche. Vgl. Text, p. 38.

Von der Ventralseite gesehen, zeigt die proximale Hälfte des Humerus wiederum eine Crista, in manchen Fällen von einem Höcker unterbrochen, welche sich gegen den medialen Rand hinzieht. Das Distalende zeigt nur andeutungsweise Knochenkämme, meist aber ist die Oberfläche hier einheitlich gewölbt.

Der innere und der äussere Rand des Humerus stellen selbst ebenfalls je eine Knochenkante vor, so dass also der Humerus von Pachypleurosaurus in seiner proximalen Hälfte vierkantig ist. Das proximale Drittel der Lateralkante mancher Humeri zeichnet sich durch das Vorhandensein eines kleinen ovalen Grübchens aus, welches auch am Humerus Abb. 10, Tab. 32, H. v. Meyer und bei Pachypleurosaurus B. Peyer (1932a), Textfig. 5 und 6, deutlich in Erscheinung tritt.

Der Durchmesser in medio-lateraler Richtung in der proximalen Hälfte der Humeri ist meistens grösser als der dorso-ventrale. In seltenen Fällen kann der dorso-ventrale Durchmesser der grössere sein. Dieses Verhalten entspricht etwa dem Humerus, Tab. 32, Fig. 13 a und b, bei H. v.

Meyer. Es lässt sich für diese Knochenkämme und Insertionsstellen keine allgemeingültige Beschreibung geben, weil alle diese Bildungen äusserst variabel sind. Die Deutung der verschiedenen Oberflächenbildungen als Ansatzstellen bestimmter Muskeln, wie es Watson (1924) bei Nothosauriden durchführte, ist bei Pachypleurosaurus teils wegen der Kleinheit der Verhältnisse, teils wegen der grossen Variabilität sehr schwierig. (Die Extremitätenproportionen sind im Abschnitt: Variationsbreite, pag. 55, erörtert.)

Zygopodium.

Im Gegensatz zum Humerus zeigen Radius und Ulna eine grosse Formkonstanz. In der Ausbildung und in der topographischen Beziehung von Radius und Ulna sowie der Carpalelemente finden wir denn auch ein Merkmal, welches für alle Pachypleurosauriden charakteristisch ist: Der Radius ist etwas länger als die Ulna; sein distaler Durchmesser ist wesentlich kleiner als sein proximaler; der Querschnitt des Radius ist mehr oder weniger rund, während die Ulna dorso-ventral abgeplattet ist und proximal und distal ungefähr dieselbe Breite aufweist. Vor der Ulna liegen die Carpalknöchelchen.

Dieses Form- und Lageverhältnis finde ich bei allen mir vorliegenden Exemplaren. Aus der Zusammenstellung der mit Pachypleurosaurus verwandten Formen, welche B. Peyer (1933) gegeben hat, ist ohne weiteres ersichtlich, dass das eben erwähnte Merkmal nicht nur der Gattung Pachypleurosaurus zukommt, sondern wohl dem ganzen Formenkreis. Wenn auch die Form des Radius bzw. der Ulna und die Zahl der Carpalia bei den verschiedenen Genera wechseln kann, so zeigen doch alle diese Sauropterygier (Psilotrachelosaurus, Dactylosaurus, Anarosaurus) im wesentlichen das oben beschriebene Lageverhältnis: der Radius ist länger als die Ulna; vor der Ulna liegen die Carpalelemente.

b) Radius.

Der Radius ist bei Pachypleurosaurus ein langgestreckter Knochen von ovalem bis rundlichem Querschnitt. Sein proximales Ende ist gegenüber dem distalen wesentlich stärker entwickelt und zeigt am Lateralrande einen mehr oder weniger stark ausgebildeten, rauhen Knochenhöcker. An dieser Stelle erreicht der Radius seine grösste Breite; von hier aus verläuft der laterale Rand bis zum Distalende fast geradlinig, während der Innenrand gegen die Ulna zu eine leichte Konkavität aufweist.

c) Ulna.

Die Ulna ist, wie schon erwähnt, der kürzere, dafür aber der breitere von beiden Knochen. Ihr Proximal- und ihr Distalende sind am breitesten, während die Mitte wenig schmäler scheint. Dadurch dass der Radius und die Ulna langgestreckte, gerade Knochen sind, bleibt zwischen beiden kein eigentliches Spatium interosseum ausgespart. In einigen Fällen kann am Innenrand der Ulna, ca. in der Mitte, ein kleines Grübchen entwickelt sein, oder noch seltener ein kleiner Knochenhöcker; diese Bildungen sind jedoch oft am selben Individuum rechts und links verschieden deutlich ausgeprägt.

Autopodium.

d) Carpalia.

Die Carpalelemente, von denen bei Pachypleurosaurus nur deren zwei knöchern erhalten sind, liegen durchwegs vor der Ulna. Ihre Form und Grösse scheint stark zu wechseln; die Variabilität wird wahrscheinlich noch dadurch erhöht, dass der Verknöcherungsprozess der Carpalia bei den einzelnen Individuen verschieden weit fortgeschritten war. Die beiden knöchernen, in den meisten Fällen gut erhaltenen Elemente, gehören der proximalen Carpalreihe an; von der distalen Reihe ist keine Spur zu finden, selbst bei alten Individuen nicht. Diese beiden Elemente darf man sich wohl als zentrale, knöcherne Partien von ursprünglich grösseren Knorpelelementen denken, in welchen der Prozess der Verknöcherung selbst in den beiden Extremitäten ein und desselben Individuums nicht gleich weit gediehen ist. Bei jungen Exemplaren haben die beiden Carpalknochen die Form eines abgerundeten Polygons, wobei das dem Radius näher gelegene Element etwas grösser, und länger als breit ist. Bei alten Tieren sind im allgemeinen beide Knochen langgestreckt, mehr als doppelt so lang wie breit (das ulnare Element kann auch rundlich bleiben); das radial gelegene Carpalknöchelchen ist aber immer etwas grösser als das andere.

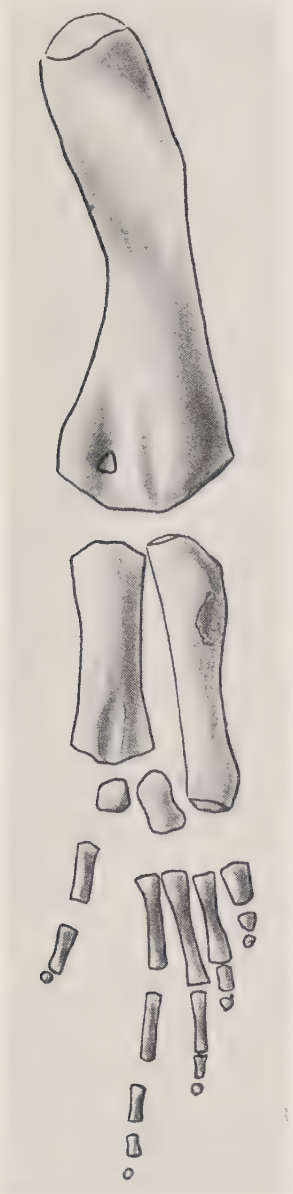

Fig. 35. Vorderextremität von Pachypleurosaurus Ex. 42 mit vollständigem Phalangenbestand.

Von diesen beiden Carpalia wurden von B. Peyer (1932 a) der grössere, nahe dem Radius gelegene Knochen als ein Verschmelzungsprodukt von Radiale und Intermedium, der andere als ein Ulnare gedeutet. Diese Auffassung hat B. Peyer (1933) im Anschluss an die Ergebnisse bei Lariosaurus verlassen. In der neuen Deutung bezeichnet B. Peyer den radial gelegenen Knochen als Intermedium, den andern als Ulnare. Das Radiale war vermutlich knorpelig. Diese Deutung ist folgendermassen begründet: Bei allen Vorderextremitäten, welche einigermassen gut erhalten sind, besteht zwischen dem distalen Radiusende und den proximalen Enden der Metacarpalia ein gleichartiger grosser Zwischenraum. Dieses Lageverhältnis findet sich bei Lariosaurus, Ceresiosaurus und Pachypleurosaurus. Das Carpale distale I war wohl kaum so gross, dass es den genannten Zwischenraum ausgefüllt hätte (vgl. Tafel 2, Abb. 6). Es ist deshalb wahrscheinlich, dass dieser Zwischenraum von einem knorpeligen Radiale und einem ebenfalls knorpeligen Carpale distale I ausgefüllt war.

Dieser Auffassung schliesse ich mich ebenfalls an; es scheint mir indessen nicht ausgeschlossen, dass das radial gelegene Carpalelement, welches bei Pachypleurosaurus das Ulnare an Länge oft weit übertrifft, doch ein Verschmelzungsprodukt sein könnte, vielleicht ein Intermedium + Centrale.

e) Metacarpus.

Die Metacarpalia sind langgestreckte Knochen von rundlichem Querschnitt, welche proximal und distal etwas an Dicke zunehmen. Nur das erste Metacarpale ist kurz (etwa halb so lang wie das zweite) und proximal sehr stark verbreitert. Das dritte Metacarpale ist das längste.

	Länge der Metacarpalia in mm.				
	I	II	III	IV	V
Ex. 42	1,7	3,4	4,0	3,6	2,4
Ex. 69	8,2	14,0	16,5	15,6	9,8

Die natürliche Stellung der Metacarpalia zum Carpus dürfte uns am ehesten durch die linke Extremität von Ex. 69 überliefert worden sein (siehe Tafel 2, Abb. 6). Der Raum zwischen dem distalen Radiusende, den beiden knöchernen Carpalia einerseits und den proximalen Enden der Metacarpalia andererseits, scheint genau der Ausdehnung der nicht verknöcherten Carpalelemente, einem Radiale, eventuellen Centralia und der distalen Reihe zu entsprechen.

Die Proximalenden der Metacarpalia beschreiben einen flachen Bogen. Das Metacarpale I liegt am weitesten proximal, das Metacarpale III am weitesten distal.

f) Phalangen.

Die Phalangen unterscheiden sich bezüglich ihrer Form nicht wesentlich von den Metacarpalia, mit Ausnahme der Endphalangen, welche in den meisten Fällen rundliche Form besitzen. Daneben finden sich aber auch solche, die mehr oder weniger Dreieckform mit abgerundeten Ecken aufweisen. Sie haben wahrscheinlich keine Hornkrallen getragen. Die Zahl der Phalangen dürfte ziemlich stark variieren. Ex. 42: 2 2 2 4 2; Ex. 51: 1 3 3 4 2 (?); Ex. 69: 1 2 3 4 2. Aus der Form und Grösse der äussersten Phalangen zu schliessen, handelt es sich um Endphalangen. Der vierte Strahl der Hand ist der längste, während im Metacarpus das dritte Element das längste ist (siehe Fig. 35 und Tafel 2, Abb. 6).

8. Beckengürtel.

Die Knochen des Beckens von Pachypleurosaurus sind zarter gebaut als diejenigen des Schultergürtels. Während nämlich die Pachyostose den Schultergürtel und den proximalen Teil der Vorderextremität meist stark verändert hat, zeigen das Becken und die Hinterextremität nur selten diese Erscheinung. Dagegen ist die flächenhafte Ausbreitung der ventralen Beckenelemente grösser als beim Schultergürtel, was, wie viele andere Merkmale, für eine schon ziemlich weit gediehene Anpassung an die aquatile Lebensweise spricht. Die einzelnen Knochen des Beckens haben bei der Fossilisation ihren natürlichen Zusammenhang eingebüsst; sie sind bei allen Exemplaren etwas disloziert, jedoch so, dass eine naturgetreue Rekonstruktion keinerlei Schwierigkeiten bietet (siehe Fig. 36).

Ähnlich wie beim Schultergürtel sind die Formverhältnisse der Beckenknochen nicht konstant, so dass man auch hier annehmen darf, dass an den Innenrändern der ventralen Beckenknochen

noch beträchtliche Knorpelränder vorhanden waren, und dass der Prozess der Verknöcherung nicht bei allen Individuen denselben Grad erreicht hat; diese Vermutung wird noch dadurch bestärkt, dass die Grosszahl des mir vorliegenden Materials aus jungen, oder mindestens nicht voll ausgewachsenen Individuen besteht.

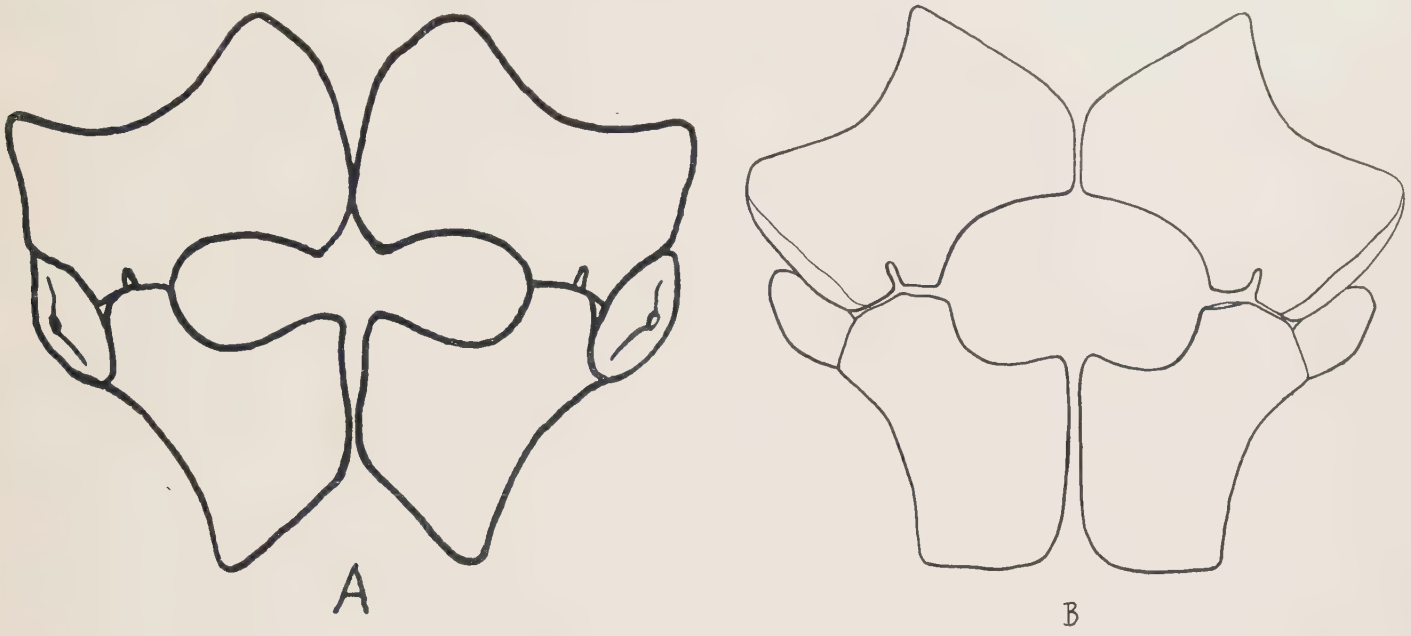

Fig. 36. Rekonstruktion des Beckengürtels von Pachypleurosaurus. A = Ex. 68, B = Ex. 10. Die Individuen sind nicht gleich gross. Ex. 68 ist grösser als Ex. 10.

Die Form der Beckenknochen geht am besten aus der Fig. 36 und Tafel 2, Abb. 7 hervor, weil hier je ein Ischium und ein Pubis intakt erhalten sind (das rechte Pubis ist in der Gegend des Obturatoriusschlitzes ein wenig lädiert) und ferner, weil das linke Paar in dorsaler und das rechte in ventraler Ansicht sichtbar sind. Bei der rechtsseitigen Beckenhälfte ist auch das Ilium mit den beiden anderen Knochen intakt erhalten geblieben.

Die Ossa pubis von Pachypleurosaurus zeigen in den einen Fällen ein deutliches Foramen obturatorium, in anderen Fällen jedoch einen Obturatoriusschlitz; eine dritte Variante besteht darin, dass das Schambein nur eine tiefe Kerbe auf seiner Dorsalseite, nicht aber einen dorso-ventralen Durchbruch aufweist.

H. v. Meyer bildet Tab. 54, Fig. 1, ein Pubis ab, welches grosse Ähnlichkeiten mit denjenigen von Pachypleurosaurus aufweist.

Die Ischia von Pachypleurosaurus, besonders diejenigen der geologisch jüngeren Funde, lassen eine auffallende Ähnlichkeit (abgesehen von der Grösse) mit den in Tab. 33, Fig. 49 bei H. v. Meyer abgebildeten Sitzbeinen aus dem Saurierkalk von Jena erkennen. Weitere Ischia, welche einen durchaus pachypleurosauridenartigen Eindruck erwecken, sind von H. v. Meyer Tab. 40, Fig. 4 und Tab. 54, Fig. 3 abgebildet. Der Vorderrand des Ischiums umschliesst zusammen mit dem Hinterrand des Pubis das ovale Foramen obturatum; die Längsachse dieser ovalen Öffnung steht senkrecht zur Längsachse des Tierkörpers.

In Tafel 2, Abb. 7, sind alle drei rechtsseitigen Beckenknochen intakt erhalten geblieben; es ist dies das einzige Exemplar, dessen Beckenelemente die acetabulare Verbindung bewahrt haben.

Hier ist das Darmbein von der Ventralseite sichtbar. Das Ilium von Pachypleurosaurus ist seiner Form nach ungefähr mit einem schiefen Kegel vergleichbar, dessen laterale Mantelfläche etwas konkav, die mediale etwas konvex ist (Fig. 37). Die Grundfläche des „Kegels" bildet die dorsale Umwandung des Acetabulums. Die Spitze dieses „Kegels" schaut lateralwärts und die Sacralrippen legen sich an die mediale, konvexe Mantelfläche an. Wahrscheinlich standen von den 3 bis 4 Sacralrippen bei Pachypleurosaurus nur zwei in direktem Kontakt mit dem Ilium; die anderen waren wahrscheinlich mit dem Darmbein durch straffes Bindegewebe verbunden.

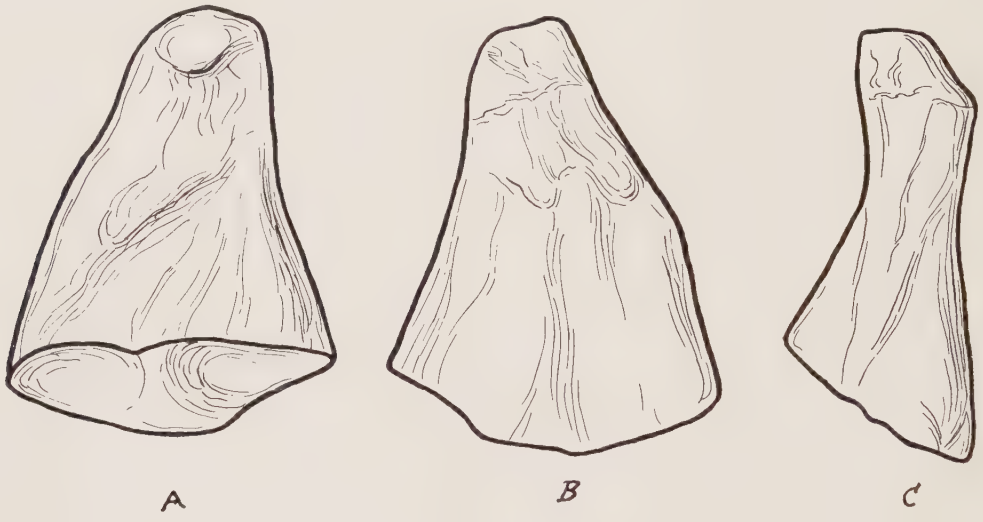

Fig. 37. Ilium von Pachypleurosaurus Ex. 35: a = von aussen, b = von innen, c = von vorn.

Beim Schultergürtel konnte ich zeigen, dass die Grösse der Öffnung, welche durch die ventralen Elemente des Gürtels gebildet wird, je nach individuellem und geologischem Alter wechselt. Die entsprechende Öffnung, welche im Becken von den Ossa pubis und den Ischia begrenzt, und als Foramen obturatum bezeichnet wird, zeigt ebenfalls wechselnde Grösse. Man muss jedoch beim Becken den meist starken Grad der Zerdrückung der einzelnen Elemente berücksichtigen, welcher sicher die Grösse des Foramen obturatum beeinflusst. Aus diesem Grund möchte ich auf die zeichnerische Darstellung dieser Verhältnisse verzichten.

9. Hinterextremität.

Die Hinterextremität ist bei Pachypleurosaurus im Gegensatz zur vorderen meist vom Körper abgespreizt, und zwar in einer Lage, welche, falls keine Verschiebungen post mortem stattgefunden haben, wiederum der Extremitätenstellung langsam schwimmender Krokodilier vergleichbar ist. Das Stylopodium steht zum Zygopodium bei der Hinterextremität unter einem Winkel von ca. 145 Grad, während der entsprechende Winkel an der Vorderextremität 180 Grad beträgt.

a) Femur.

Das Femur ist bei Pachypleurosaurus im allgemeinen viel formkonstanter als der Humerus. Es ist ein langgestreckter, gerader Knochen, dessen Querschnitt in der Mitte seiner Länge rund ist.

Durch gelegentliche Verquetschungen kann allerdings dieser Durchschnitt verändert werden. Das proximale und distale Femurende sind ziemlich stark verbreitert; der Querschnitt ist unregelmässig oval, besonders bei Funden aus „Alla Cascina". Das proximale Ende zeigt immer die stärkste Vergrösserung des Querschnittes. In Fällen, wo das Distalende die grösste Breite aufweist, liegt zweifellos eine Zerdrückung vor. Die proximale Artikulationsfläche besteht aus zwei Gelenkfacetten, von denen die grössere, ovale und leicht konkave Facette zur Gelenkung mit der Facies acetabularis ossis pubis und derjenigen des Iliums diente, während der kleinere mit dem Ischium in Verbindung stand. Die distale Gelenkfläche ist einheitlich rundlich bis leicht oval.

Fig. 38. Femur von Pachypleurosaurus Ex. 35 von der Dorsal- und von der Ventralseite.

Besonders die Ventralseite des Femurs trägt ziemlich ausgesprochene, rauhe Knochenflächen und -kämme, welche wahrscheinlich den Insertions-, oder den Ursprungsstellen von Muskeln entsprechen. Diese Bildungen sind von Fall zu Fall in wechselndem Masse ausgebildet. In Fig. 38 ist ein Femur eines aus „Alla Cascina" stammenden Pachypleurosauriers abgebildet, welches diese Oberflächenbildung sehr schön zeigt. Die Knochen, welche H. v. Meyer, Tab. 32, Fig. a, b, c, und Tab. 66, Fig. 42, abbildet, stimmen ihrer Form und Grösse nach nicht schlecht mit den Femora von Pachypleurosaurus überein.

Zygopodium.

b) Tibia und Fibula.

Von den Knochen des Zygopodium ist die Fibula der längere; sie ist leicht gekrümmt, während die Tibia gerade ist. Dadurch entsteht ein Spatium interosseum, welches sich gut mit der entsprechenden Ausbildung bei Ceresiosaurus vergleichen lässt. Ähnlich wie beim Radius ist auch der Querschnitt der Tibia mehr oder weniger rund, derjenige der Fibula oval.

Am proximalen Ende erreicht die Tibia ihren grössten Durchmesser; die Fibula ist distal am breitesten. Dieses Verhalten ist in der gleichen Weise auch bei Ceresiosaurus zu beobachten.

Fig. 39. Hinterextremität von Pachypleurosaurus Ex. 53 mit vollständigem Phalangenbestand.

Autopodium.

c) Tarsus.

Im Tarsus finden wir, wie im Carpus, nur zwei knöcherne Elemente vor, welche ebenfalls der proximalen Reihe angehören. Im allgemeinen sind beide kreisrund, oder aber das Intermedium kann an der Stelle, wo es mit der Tibia in Verbindung steht, eine schwache Einbuchtung zeigen. Die beiden Tarsalia sind meist nicht gleich gross. Dasjenige,

welches vor der Tibia und Fibula liegt, und die distale Abgrenzung des Spatium interosseum bildet, ist grösser als das zweite, welches der Fibula vorgelagert ist.

Die Deutung dieser Elemente als Intermedium und Fibulare (B. Peyer 1933) liegt aus eben denselben Gründen wie beim Carpus näher als die Auffassung: Tibiale + Intermedium (verschmolzen) und Fibulare (B. Peyer 1932 a). Die Carpus- wie auch die Tarsusverhältnisse scheinen bei Pachypleurosaurus in diesem Punkt ähnliche zu sein, wie bei Lariosaurus.

d) Metatarsus.

Die Metatarsalia sind den Metacarpalia bezüglich ihrer Form sehr ähnlich, dagegen sind sie etwas grösser als diese. Das Metatarsale I ist kurz und proximal meist stark verbreitert, die übrigen zeigen vorn und hinten ungefähr dieselbe Verbreiterung; das vierte Metatarsale ist das längste.

e) Phalangen.

Die Phalangen sind im allgemeinen kurz und breit, meist etwas zerquetscht. Die äussersten Phalangen sind kleine runde Scheibchen. Der vierte Zehenstrahl ist der längste. Am Fuss schliesst sich also der längste Zehenstrahl an das längste Element des Metatarsus an, im Gegensatz zu den Verhältnissen an der Hand. Die Phalangenzahl des Fusses ist etwas konstanter als die der Hand; sie lautet 2 3 4 4 3 (siehe Fig. 39) oder bei Funden aus "Alla Cascina" 1 2 3 4 3. Die genannten äussersten Fingerglieder lassen auf Endphalangen schliessen. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass ursprünglich distal noch weitere knorplige Phalangen vorhanden waren.

IV. Integument.

Hautreste sind bei Pachypleurosaurus selten erhalten. Diese Tatsache allein spricht schon dafür, dass dieses Reptil keine dermalen Verknöcherungen besass, sondern Hornschuppen, wie etwa unsere einheimischen Lacertiden.

Sichere Hautfragmente habe ich bis jetzt nur bei den Exemplaren Ex. 18 (auf der Schädelunterseite) aus der Cava superiore von „Acqua del Ghiffo" und Ex. 69 (zu beiden Seiten des proximalen Schwanzabschnittes) von „Alla Cascina" beobachten können.

Ex. 18 besitzt auf der Unterseite des Schädels ein relativ guterhaltenes Stück Körperbedeckung, auf welchem viele einzelne imbrizierende Schuppen von ungefähr rundlicher Form unterschieden werden können. Die genaue Form und die Anordnung dieser Schuppen ist jedoch nicht mehr zu erkennen. Ihr kleinster Durchmesser beträgt etwa 0,9 mm, ihr grösster Durchmesser etwa 1,5 mm. Dieser dürftige Hautrest ist deswegen von Bedeutung, weil er uns zeigt, dass diese Tiere noch nicht nackthäutig waren wie die Ichthyosaurier, sondern in dieser Beziehung, wie in vielen anderen, auf einer noch ziemlich primitiven Stufe der Anpassung stehen (Tafel 2, Abb. 5).

Der zweite Hautrest, welcher bei Ex. 69 zu beiden Seiten der vorderen Schwanzwirbelsäule ausgebreitet ist, zeigt keine Ähnlichkeit mit dem oben beschriebenen. Im Gebiet des Hautfragmentes ist die Wirbelsäule auf ihre rechte Seite umgelegt; die Wirbel haben ihre gegenseitige Verbindung bewahrt. Auch die Haemapophysen sind in der Gegend des Hautrestes in ihrem natür-

lichen Zusammenhang mit den Wirbeln erhalten. Der Hautrest befindet sich in der Region der Schwanzwirbelsäule, in welcher die Dornfortsätze ihre grösste Höhe erreichen.

Das Hautstück grenzt auf der rechten Seite der Wirbelsäule an die äussersten Enden der Dornfortsätze; seine Breite beträgt etwa 15 mm. Auf der linken Seite der Wirbelsäule ist der Hautrest auch zwischen den Haemapophysen sichtbar; er reicht hier bis an die Wirbelkörper heran. Seine Breite beträgt auch auf dieser Seite durchschnittlich 15 mm.

Der dunkelbraune Hautrest ist von einem System von Quer- und Längsfurchen durchsetzt, so dass die Oberfläche des Hautfragmentes eine mehr oder weniger rechteckige Felderung erkennen lässt. Die Grösse der Felder beträgt durchschnittlich 1 × 2 mm. Diejenigen Teile des Hautstückes, welche in der Nähe der Distalenden der Dornfortsätze liegen, zeigen die genannte Felderung nicht.

Dieses Hautfragment zeigt gewisse Ähnlichkeit mit der Hautbedeckung des vorderen Schwanzabschnittes von gewissen rezenten Echsen, z. B. von Monitor; die Felderung ist allerdings im oben beschriebenen Hautstück nicht so regelmässig, wie bei diesen Echsen. Wahrscheinlich ist aber diese Unregelmässigkeit während der Kadavereinbettung entstanden. Es handelt sich hier vermutlich wie bei Monitor um Schuppen, welche nicht imbrizieren.

V. Kadaverstellung.

Ich habe schon bei der osteologischen Beschreibung gelegentlich auf die Kadaverstellung mancher Skeletteile hingewiesen. Im folgenden sind Angaben über die Lageverhältnisse der einzelnen Skeletteile zusammengestellt.

1. Schädel. Der Schädel von Pachypleurosaurus ist bei den meisten Exemplaren in reiner Dorso-Ventrallage erhalten. Seitenlagen des Schädels sind relativ selten (Ex. 4 und 45). Der Unterkiefer ist bei Pachypleurosaurus nur sehr selten vom Schädel losgelöst (z. B. bei Ex. 13) und fehlt bei keinem der mir bekannten Skelette. In der Regel wird der Unterkiefer an im Wasser treibenden Leichen, sei es durch Auflösung oder durch Frass vom Schädel getrennt (vgl. I. Weigelt 1927, p. 98). Wahrscheinlich wurden die Pachypleurosauriden ziemlich bald nach dem Tode in den Schlamm eingebettet. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch in der Grenzbitumenzone und in den bituminösen Schiefern von Boll-Holzmaden.

2. Wirbelsäule. Die Wirbelsäule ist meistens gerade, oder sanft gekrümmt. Sehr starke Verkrümmung der ganzen Wirbelsäule ist mir bis heute nur an einem Exemplar (Ex. 49) bekannt. Die Halswirbelsäule ist mit wenigen Ausnahmen immer seitlich abgekrümmt. Die Wirbel sind meist in Dorso-Ventrallage erhalten, besonders im Rumpfgebiet; die Hals- und Schwanzwirbel sind vielfach seitlich umgelegt. Die Exemplare aus der Fundstelle „Alla Cascina" sind häufig in Seitenlage erhalten. Die Wirbelsäule hat fast immer ihren ursprünglichen Zusammenhang bewahrt, nur im Schwanzabschnitt sind die Wirbel häufiger disloziert. Oft sind die Wirbel des Schwanzendes zu einem Klumpen zusammengeballt, in anderen Fällen können solche Anhäufungen mitten in einer ungestörten Folge von Schwanzwirbeln vorkommen. Bei einigen Individuen zeigt der Schwanz Hakenwurf.

3. Rippen. Die Rippen liegen immer in der gleichen Schichtfläche wie die Wirbelsäule, und zwar so, dass ihr distales Ende caudalwärts schaut. Sie haben sich fast immer in ungestörter Folge erhalten.

4. Extremitäten. Die Vorderextremität schmiegt sich in den weitaus häufigsten Fällen eng an den Thorax an; die Hinterextremität steht etwas vom Körper ab. Ich habe diese Lage mit der Körperstellung eines ruhig schwimmenden Krokodiliers verglichen (siehe Abschnitt: Vorder- und Hinterextremität). Diese Extremitätenstellung zeigen aber auch Echsen, welche mittels Chloroform getötet wurden.

Die Fingerstrahlen der Hand sind bei Pachypleurosaurus meist eng aneinandergelegt. In seltenen Fällen sind die Finger etwas gespreizt.

5. Gürtel. Schulter- und Beckengürtel sind meist etwas seitlich verschoben, so dass die Symphysenränder nicht mehr genau in der Medianebene liegen. Eine Besonderheit zeigt der Beckengürtel von Ex. 69. Dieses Tier wurde von der Ventralseite präpariert. Das sehr grosse Individuum zeigt im allgemeinen einen trefflichen Zustand der Erhaltung. Von den vier ventralen Beckenelementen ist aber von der Ventralseite nur das rechte Ischium vollständig sichtbar. Die Ossa pubis liegen nicht über (ventral von) den distalen Enden der hinteren Rumpfrippen, wie es sonst allgemein der Fall ist, sondern unter (dorsal von) diesen.

VI. Pachyostose und Osteosklerose.[1])

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, dass innerhalb verschiedener Wirbeltiertypen sowohl unter rezenten, wie auch unter fossilen, Formen auftreten, deren Skelett aus ungewöhnlich massigen Elementen besteht. Makroskopisch äussert sich diese Erscheinung durch eine starke Verdickung (Pachyostose) der Knochen, mikroskopisch durch eine Verdichtung des Knochengewebes (Osteosklerose). Bei geringer diffuser Knochensklerose ist jedoch äusserlich keine Verdickung zu beobachten. Diese Erscheinung kann entweder am einzelnen Individuum lokal oder diffus auftreten, oder aber allen Vertretern einer Gattung oder Art zukommen. Für derartige „abnormale" Zustände eines Phylums hat v. Nopcsa (1923) die Bezeichnung „Arrostie" vorgeschlagen.

v. Nopcsa schreibt (1923):

„Physiologisch ist Eidolosaurus deshalb interessant, weil sich an ihm eine solche Eigenschaft klar zeigt, für die ich hiermit den Ausdruck „Arrostie" in die Palaeontologie einführe. Unter arrostischen Erscheinungen (das Wort ist aus dem griechischen *ἀῤῥωστία* = Kränklichkeit gebildet) verstehe ich solche, die auf Grund von an gewissem rezentem Materiale gewonnenen Erfahrungen entschieden als krankhaft bezeichnet werden müssen, die sich aber dessenungeachtet an anderem, oft fossilen Materiale zum Teile nur als unzweckmässige, zum Teile aber sogar als zweckmässige „Abnormitäten" finden.

Die erste arrostische Erscheinung, auf die ich vor Jahren weisen konnte, war der mit abnormer Hypophysenvergrösserung einhergehende Riesenwuchs der Dinosaurier, der zum Teil von denselben Symptomen begleitet wird, wie die beim Menschen beobachtete Krankheit der Akromegalie; eine zweite, analoge Veränderung, auf die ich hiermit weisen möchte, ist die Pachyostose der Rippen von Eidolosaurus und einigen anderen Reptilien."

Der Ausdruck „Arrostie" ist in der Arbeit von F. v. Nopcsa und E. Heidsieck (1934) etwas deutlicher umschrieben; ich zitiere folgende Stelle aus der genannten Arbeit:

---

[1]) Herrn Prof. Dr. med. H. v. Meyenburg verdanke ich wertvolle Ratschläge und Anregungen zur Behandlung dieses Abschnittes; ich möchte Herrn Prof. v. Meyenburg für seine Bemühungen meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

„Das wesentlichste Ergebnis obiger Untersuchung besteht nicht so sehr in der Entdeckung eines pachyostotischen Pliosauriers in der oberen Kreide, als vielmehr in der im Laufe der Untersuchung konstatierten Tatsache, dass sogar abnorme Knochenstrukturen im Laufe der Phylogenie durch Resorption eliminiert werden.

Auf diese Tatsache muss deshalb besonders gewiesen werden, weil mehrere Verfasser an die Möglichkeit des „Kränkelns" eines Phylums und seiner nachfolgenden „Ausheilung" nicht recht glauben wollen. Von Nopcsa wurde auf diese Tatsache schon 1923 gewiesen, und eben deshalb, weil es sich in solchen Fällen nicht um eine ausgesprochene Krankheit handelte, wurde der Ausdruck „Arrostie" (*ἄῤῥωστος* = ohne Kraft, Kränkeln; im Gegensatz zu *νόσος* = Krankheit) gewählt."

Die Ursachen und der Verlauf solcher arrostischer Vorgänge in der Reihe der Wirbeltiere liegen heute noch völlig im Dunkel. Wohl können wir die primären Faktoren, welche zu diesen Erscheinungen geführt haben mochten, vermuten (es kommen vor allem photobiologische und ökologische Faktoren überhaupt in Betracht), aber über das Wesen solcher arrostischer Zustände sind wir noch keineswegs unterrichtet.

Die Wirbel und Rippen des vorderen Thoraxgebietes sind vielfach am stärksten pachyostotisch. Von Nopcsa deutet diese Tatsache bei Wirbeltieren, welche sekundär zum Wasserleben übergegangen sind, aus statischen Gründen als zweckmässige Erscheinungen. Das Auftreten der Osteosklerose und Pachyostose sucht von Nopcsa folgendermassen zu erklären:

von Nopcsa hat (1923) die Vermutung ausgesprochen, es könnte sich bei Wirbeltieren, welche sekundär zum Wasserleben übergegangen sind, um einen ähnlichen Vorgang handeln, wie wir ihn bei chronischer Leukämie[1]), verbunden mit diffuser Osteosklerose vorfinden. Die Hypothese v. Nopcsa's wird dadurch gestützt, dass man schon mehrfach beobachtet hat, dass durch geringe Respirationsnot bzw. durch geringen Sauerstoffmangel eine Reizung des Markes erzeugt wird; eine solche, wenigstens temporäre Atemnot ist nach v. Nopcsa auch bei Tieren anzunehmen, welche vom Land- zum Wasserleben übergehen, und, da ihre Lungen für den Aufenthalt im neuen Milieu noch nicht genügend umgebildet sind, und da die Tiere überdies noch schlecht schwimmen, liegt es nach v. Nopcsa nahe, zu denken, dass es bei diesen Tieren durch zeitweilige Respirationsnot zu Markreizungen kommt, welche zu Hyperämien, Hyperplasien des Markes und schliesslich zu Markumbildungen führen.

Die in v. Nopcsa's Hypothese angeführten Argumente sind von verschiedener Überzeugungskraft. Während die angenommene Beziehung zwischen einer supponierten Insuffizienz der Atemorgane und Knochenmarksumbildungen eine blosse Vermutung darstellt, dürfen wir auf Grund der Verhältnisse bei den jetzt lebenden Wirbeltieren strikte Beziehungen zwischen der Ausbildung des Knochens und der Beschaffenheit des haematopoetischen Apparates ohne weiteres voraussetzen.

Ich glaube, es erübrigt sich an dieser Stelle alle jenen Argumente aufzuzählen, welche schon in der Arbeit über Eidolosaurus und Pachyophis von v. Nopcsa (1923) und in einem Werk von I. L. Wilser: „Die Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt" (1931) zusammengestellt sind.

Ich möchte hier nur bemerken, dass das vorhandene Tatsachenmaterial noch viel zu klein ist — es bestehen vor allem noch keine grösseren vergleichenden Untersuchungen — als dass wir imstande wären, das Wesen solcher Arrostien zu erkennen. Die Faktoren, welche zu diesen Erscheinungen führen, sind wahrscheinlich sehr heterogener Natur, so dass es nicht angeht, auf Grund

[1]) Die Ätiologie der Leukämien ist noch nicht restlos abgeklärt.

von einigen histologischen Präparaten durch sklerosierte Knochen weittragende Hypothesen aufzubauen. Es ist vorerst notwendig, den Bau des sklerosierten Knochens bei verschiedenen fossilen und rezenten Formen vergleichend zu studieren, und endlich an einem rezenten Objekt alle Weichteile einschliesslich des Blutes in die Untersuchung einzubeziehen.

Eigene Untersuchung.

Makroskopische Befunde.

Die Pachyostose ist bei Pachypleurosaurus in der vorderen Thoraxgegend am stärksten ausgeprägt. Der Schädel, das Zygopodium und Autopodium der Vorderextremität, die Hinterextremität, das Becken, die letzten Schwanzwirbel und die Gastralia zeigen nie deutliche Pachyostose. Am auffälligsten tritt die Verdickung an den proximalen Rippenenden in Erscheinung. Pachyostotische Wirbel zeichnen sich durch einen niedrigen Dornfortsatz, durch seitlich wenig vorstehende Querfortsätze und durch die Tönnchenform der Zentren aus. Die Elemente des Schultergürtels sind nur selten so stark pachyostotisch verändert, dass die Verdickung makroskopisch sichtbar ist[1]). Die Humeri weisen meistens nur an ihrem proximalen Ende eine Verdickung auf.

Mikroskopische Befunde.

Das Schliffmaterial, welches der nachfolgenden Darstellung zu Grunde liegt, besteht aus 80 Dünnschliffen durch verschiedene Pachypleurosauridenknochen. Für die vergleichende Untersuchung wurden vor allem Längs- und Querschliffe durch Rumpfrippen verwendet.

Die Präparate zeigen, da die Knochen meist von bituminösen Substanzen durchsetzt sind, sogar die feinsten strukturellen Einzelheiten.

Das Schliffmaterial gestattet einige allgemeine Bemerkungen. Es ist nicht gleichgültig, ob ein Rippenquerschliff durch das proximale oder das distale Ende, oder aber irgendwo durch die Mittelpartie der Rippe gelegt wird; der Knochenbau ist nicht im ganzen Gebiet der Rippe derselbe. Der Vergleich von Rippenquerschliffen bei verschiedenen Tieren ist nur dann einwandfrei, wenn die Schliffe bei allen Rippen derselben Stelle entnommen sind.

Knochenstrukturen sind, wenigstens bei Nothosauriden, taxonomisch nicht von allzugrosser Bedeutung. Die Knochenstruktur von Proneusticosaurus voltzi, welche in F. v. Nopcsa und E. Heidsieck (1934, Abb. 7) abgebildet ist, lässt sich von der Knochenstruktur einer Ceresiosaurusrippe oder einer Pachypleurosaurusrippe (proximales Rippenende; vgl. Fig. 42) nicht unterscheiden.

Die folgende Untersuchung, welche sich nur auf das Material von Pachypleurosaurus bezieht, dürfte deswegen von Interesse sein, weil sich hier meines Wissens das erste Mal die Gelegenheit bietet, dieselbe Tierart aus Fundstellen von verschiedenem geologischem Alter, aber aus der selben Gegend hinsichtlich der Pachyostose zu untersuchen. Es ergab sich folgendes:

bei Funden aus den untersten Schichten: Keine Pachyostose, dagegen wechselnd starke osteosklerotische Veränderung des Knochengewebes (praepachyostotischer Zustand);

bei Funden aus den mittleren Schichten: Fast alle Individuen pachyostotisch, daneben wenige nur osteosklerotisch verändert;

[1]) Das mikroskopische Verhalten der Clavicula, der Interclavicula und der Gastralia bei maximaler Pachyostose des übrigen Skelettes ist noch nicht näher untersucht.

bei Funden aus den obersten Schichten: Keine Pachyostose; osteosklerotischer Zustand, der aber verschieden ist von den Befunden an Exemplaren aus den ältesten Schichten (post-pachyostotischer Zustand).

Die abgebildeten Schliffe (Fig. 40, 41, 42) entstammen den proximalen Rippenenden (1 bis 2 mm vor der proximalen Rippengelenkfläche). Diese Schliffebene wurde deswegen gewählt, weil an dieser Stelle bei pachyostotischen Individuen die Rippen ihre maximale Dicke erreichen.

1. Stadium.

Ex. 27 a: „Tetto nuovo", Valporina, proximales Rippenende (Rumpfrippe), Querschliff (Fig. 40)
Zum Vergleich 4 weitere Quer- und 2 Längsschliffe.

Schon bei schwacher Vergrösserung lassen sich 2 Arten von Knochengewebe unterscheiden, ein peripheres kompaktes und ein zentrales spongiöses. Bei näherem Zusehen zeigen aber weder das kompakte noch das spongiöse Gewebe normalen Bau. Der Kompaktamantel ist unverhältnismässig stark verdickt, und es fehlen in ihm die charakteristischen Haversischen Systeme. Die Kompakta besteht aus zahlreichen helleren und dunkleren konzentrischen Ringen, welche nur auf der einen Seite von radiären, unregelmässigen Gefässen durchbrochen werden. Diese Radiärgefässe sind im allgemeinen äusserst zart, können sich aber zu grösseren, buchtigen Hohlräumen erweitern (Resorptionsräume). Die spongiöse Substanz lässt sich nicht allseitig deutlich von der kompakten unterscheiden. Auf derjenigen Seite des Schliffes, auf welcher die Kompakta von Radiärkanälen durchzogen wird, ist die Grenze der Spongiosa undeutlich, das heisst, es lassen sich hier Übergänge von spongiöser in kompakte Substanz beobachten; dagegen ist auf der gegenüberliegenden Seite des Schliffes eine scharfe Grenze ausgebildet. An dieser Stelle weist der Kompaktamantel die geringste Dicke auf. Die Zellen[1]) der Kompakta sind sehr klein und tragen oft kleine Fortsätze.

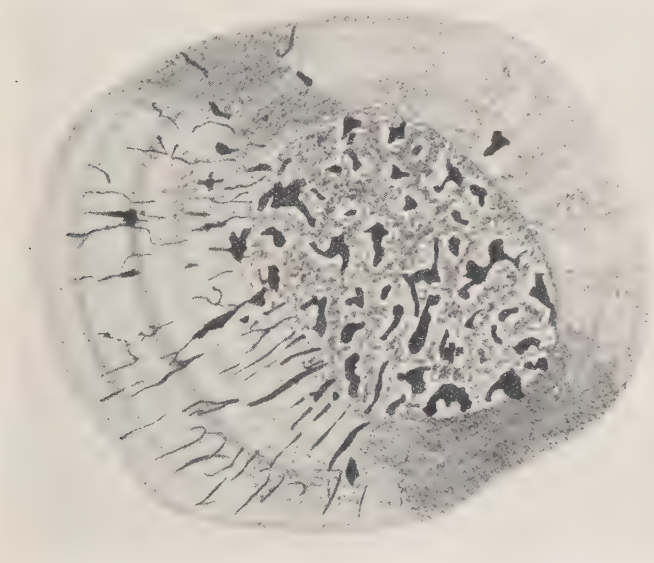

Fig. 40. Querschliff durch das proximale Rippenende (Rumpfrippe) von Ex. 27 („Tetto nuovo").

Die spongiöse Substanz weicht hier schon sehr stark vom normalen Bau der Spongiosa ab. Wir sehen in Fig. 40 eine Anzahl unregelmässig geformter, schwarzer Hohlräume welche von einer dünnen, hellen Zone von Markknochen umgeben sind. An diese hellen Zonen schliesst sich verkalktes Knorpelgewebe an, welches von dicht beieinanderliegenden, grossen Knorpelzellen von mehr oder weniger rundlicher Form durchsetzt ist. Auf der Oberfläche solcher Knochen sind relativ grosse periostale Gefässrinnen sichtbar. Diese Tatsache steht wahrscheinlich ebenfalls im Zusammenhang mit der Sklerosierung des Knochens.

[1]) Mit der einfachen Bezeichnung „Zellen" sind die Zellhöhlen gemeint; die Zellen selbst sind im fossilen Material nicht erhalten.

Es besteht wohl kaum ein Zweifel darüber, dass ein Knochen von solchem Bau schon in weitgehender Umbildung begriffen ist. Ich bezeichne den in Fig. 40 abgebildeten Zustand als „praepachyostotisch".

2. Stadium.

Ex. 28 a: Acqua del Ghiffo, Cava superiore; proximales Rippenende (Rumpfrippe), Querschliff (Fig. 41). Zum Vergleich 7 weitere Quer- und 3 Längsschliffe.

Aus fig. 41 ist ersichtlich, dass wir in diesem Falle keine Unterscheidung zwischen kompaktem und spongiösem Gewebe durchführen können. Es besteht vielmehr der ganze Knochen aus Kompakta, welche von wenigen, etwas exzentrisch gelegenen, relativ kleinen Hohlräumen durchsetzt wird. Der Bau der Kompakta ist der gleiche wie bei Stadium 1; es lassen sich eine grössere Anzahl hellere und dunklere konzentrische Ringe beobachten. Die Haversischen Systeme fehlen, dagegen sind nunmehr die radiären Kanäle im ganzen Gebiet der kompakten Substanz vorhanden; sie erweitern sich aber nirgends zu grösseren Hohlräumen. Die Knochenzellen sind im ganzen Gebiet des Schliffes sehr klein. Ihre Form kann wechseln; im allgemeinen sind sie langgestreckt; ihre Längsachse steht dann meist tangential zu den Periostknochenschichten.

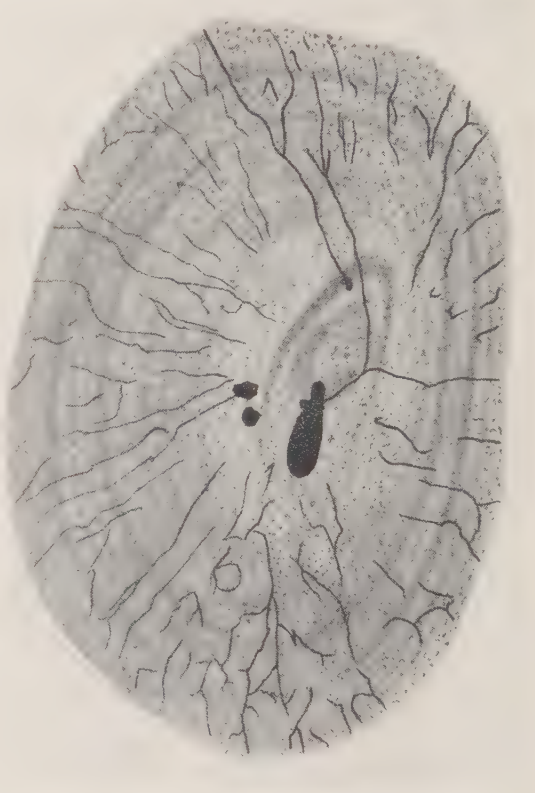

Fig. 41. Querschliff durch das proximale Rippenende (Rumpfrippe) von Ex. 28 („Acqua del Ghiffo").

Wenn wir die Stadien 1 und 2 miteinander vergleichen, so sehen wir folgendes:

Im Stadium 1 können wir deutlich zwei Gewebearten unterscheiden, auf der linken Seite des Schliffes finden wir Übergänge zwischen beiden Gewebetypen. An dieser Stelle ist der Kompaktamantel dicker, so dass das Gebiet des spongiösen Gewebes exzentrische Lage einnimmt. Im Stadium 2 wird das ganze Gebiet des Schliffes von einheitlicher kompakter Substanz eingenommen; es sind nur noch einige wenige kleine exzentrische Hohlräume vorhanden, welche von Markknochen umgeben sind. Es liegt nahe, zu denken, dass diese kleinen Hohlräume die letzten Reste der ursprünglichen spongiösen Substanz, bzw. die Überreste des ursprünglichen, zentralen Markraumes darstellen. Im übrigen stimmen die beiden Schliffe so schön überein, dass man wohl kaum fehlgeht, wenn man annimmt, das erste Stadium sei eine Vorstufe des zweiten.

3. Stadium.

Ex. 35: Alla Cascina; proximales Rippenende (Rumpfrippe), Querschliff (Fig. 42). Zum Vergleich 8 weitere Quer- und 9 Längsschliffe.

Das Stadium 3 ist in mancher Hinsicht dem ersten ähnlich. Wiederum können wir zwei Arten von Knochengewebe unterscheiden. Der periphere Knochenmantel ist sehr dünn und auf

der rechten Bildseite überhaupt verschwunden. Die radiären Kanäle sind in der Kompakta noch sichtbar. Von der Kompakta scharf getrennt, finden wir im Innern des Knochens ein schwammiges Gewebe, welches wie im Stadium 1 von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt ist, welche aber im Gegensatz zu Stadium 1 ziemlich regelmässige rundliche Form besitzen. Dieses Gewebe enthält ebenfalls, wie im Stadium 1 grosse, rundliche Zellen, welche regellos im ganzen Gewebe zerstreut liegen; es ist wiederum verkalkter Knorpel. Die Hohlräume, welche das Knorpelgewebe durchsetzen, sind von dünnen Markknochenscheiden umgeben. Bei stärkerer Vergrösserung sieht man, dass die Kortikalis bei diesen Knochen nicht denselben Bau besitzt, wie bei den oben beschriebenen Schliffen. Es treten bei diesen Tieren auch im Periostknochen grosse, rundliche Zellen auf, welche den Knorpelzellen durchaus ähnlich sind. Sie liegen einerseits in den innersten Schichten des Periostknochens oder können andererseits mitten im Periostknochen haufenweise auftreten. Der in Fig. 42 dargestellte Zustand des Knochens bezeichne ich als „postpachyostotisch".

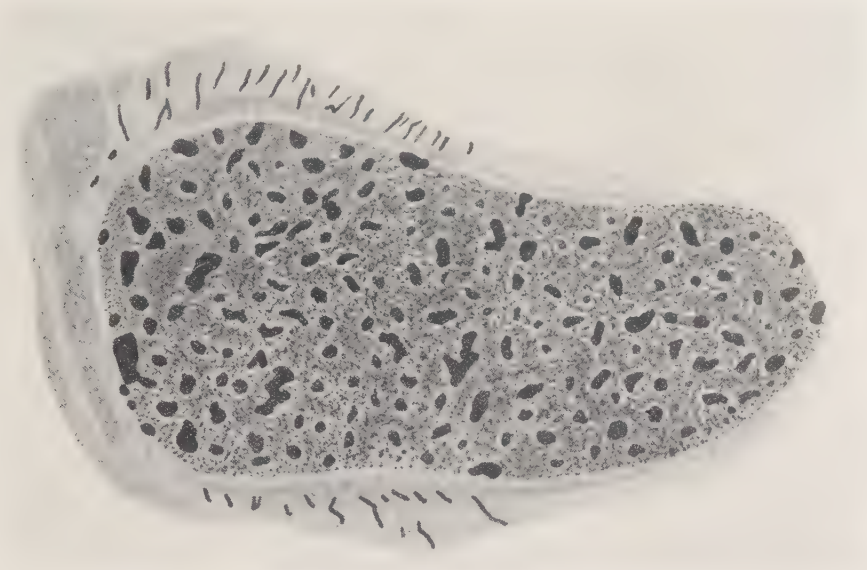

Fig. 42. Querschliff durch das proximale Rippenende (Rumpfrippe) von Ex. 35 („Alla Cascina").

Wenn man diese Präparate mit solchen von extrem ans Wasserleben angepassten, luftatmenden Wirbeltieren (z. B. von Ichthyosaurus, siehe Fig. 43), deren Knochensubstanz von einer grossen Zahl von rundlichen Hohlräumen durchbrochen ist, vergleicht, so liegt die Vermutung nahe, dass das Stadium 3 (Fig. 42) eine Vorstufe zu derjenigen Knochenstruktur ist, welche wir bei allen sekundär gut ans Wasserleben angepassten Wirbeltieren vorfinden, und dass das Stadium 3 seinerseits aus dem zweiten hervorgegangen ist.

Leider ist es mir nicht möglich, weiteres Vergleichsmaterial zu untersuchen; es muss dies in einer späteren Arbeit geschehen. Ich glaube aber dennoch in grossen Zügen angeben zu können, in welcher Weise sich der Prozess der Knochenumwandlung bei sekundär zum Wasserleben übergegangenen Wirbeltieren vollzieht. Selbstverständlich bedarf die nachfolgende Darstellung einer späteren Bestätigung.

Die Knochenstruktur der verschiedenen Stadien bei Pachypleurosaurus und der Bau der Knochen bei sekundär ans Wasserleben gut angepassten Wirbeltieren (z. B. von Plesiosaurus, Ich-

thyosaurus) können als eine Folge von verschiedenen arrostischen Zuständen aufgefasst werden, welche genetisch zu verknüpfen wären durch die Vorstellung einer fortschreitenden Anpassung ans Wasserleben.

Das Knorpelgewebe, welches in Fig. 40 die Mittelpartie des Präparates erfüllt, kann nicht den embryonal angelegten Knorpelstab vorstellen; der kleinste Durchmesser der Knorpelpartie, welche in Fig. 40 dargestellt ist, beträgt 1,5 mm; der Rippendurchmesser des kleinsten, mir vorliegenden Exemplars (Körperlänge ca. 75 mm), dessen Skelett schon gut verknöchert ist, beträgt nur 0,4 mm. Schon aus diesen Grössenverhältnissen geht hervor, dass die in Fig. 40 abgebildete Knorpelmasse nicht der ursprünglichen, embryonalen Knorpelanlage entsprechen kann; die Knorpelmasse muss sich im Laufe der Ontogenese vergrössert haben. Wenn dieser Knorpel an seiner Peripherie wieder resorbiert und durch kompakte Knochensubstanz ersetzt wird (auf der einen Seite in Fig. 40 ist die Grenze Knorpel–Kompakta unscharf, es sind Übergänge vorhanden), erhalten wir ein Schliffbild, welches dem in Fig. 41 dargestellten ähnlich ist: Maximal pachyostotischer Knochenbau. Das ursprüngliche Knorpelgebiet ist im ausgewachsenen Knochen vollständig verschwunden; bei sehr jungen Individuen ist im Innern der Rippe noch etwas Knorpel nachweisbar.

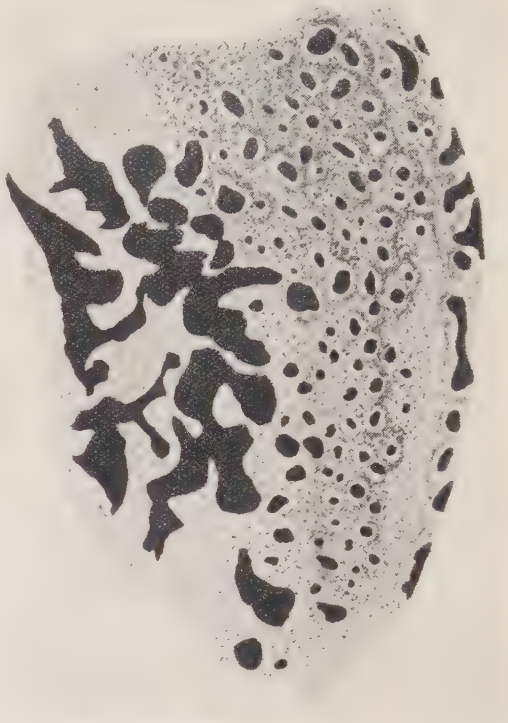

Fig. 43. Querschliff durch eine Rippe (Rumpfrippe) von Ichthyosaurus.

Bei den phylogenetisch jüngeren Pachypleurosauriden aus „Alla Cascina“ (Fig. 42) ist im Innern der Rippen wiederum Knorpel vorhanden. Im Laufe der Ontogenese nimmt die Ausdehnung des Knorpels zu. Es handelt sich auch hier nicht um die embryonale knorplige Rippenanlage. Folgende Masszahlen, welche von Funden aus „Alla Cascina“ stammen, mögen diesen Befund belegen:

	proximaler Rippendurchmesser	mittlerer Knorpeldurchmesser im entsprechenden Rippenteil
Pachypleurosaurus Ex. 36	ca. 2000 μ	ca. 1000 μ
„ Ex. 35	ca. 4250 μ	ca. 2000 μ
„ Ex. 67	ca. 5500 μ	ca. 4000 μ

Angesichts der Tatsache, dass im adulten Knochen noch weitgehend Knorpel gebildet wird, liegt die Vermutung nahe, dass bei diesen Tieren der Knorpel in hohem Masse an der Umbildung der Knochenstruktur beteiligt ist.

Möglicherweise ist die Knochenstruktur aller sekundär gut ans Wasserleben angepasster Wirbeltiere, z. B. der Ichthyosaurier (Fig. 43) aus einem postpachyostotischen Zustand (Fig. 42) hervorgegangen.

In der relativ kurzen Zeitspanne, in welcher wir die Umbildungen der Knochenstruktur bei Pachypleurosauriden beobachten können, zeigt sich einerseits, wie aus einem schon weitgehend sklerosierten, praepachyostotischen Zustand ein maximal pachyostotischer Zustand entsteht, und andererseits, wie der plumpe, massive Bau des Skelettes im Laufe der Phylogenese überwunden und durch einen leichteren und beweglicheren Bau der Knochen ersetzt wird (postpachyostotischer Zustand).

Es ist heute noch nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Erscheinung der Osteosklerose und Pachyostose bei sekundär zum Wasserleben übergegangenen Wirbeltieren als pathologischer Zustand, oder aber als chemoblastogene Abweichung vom Normalen als Folge veränderter Umweltreize im Sinne von Joest (1921) zu werten ist (vgl. I. L. Wilser 1931, pag. 57). Die eigenartigen Knochenumbildungen, welche sich in der Ontogenese und in der Phylogenese dieser Tiere vollziehen, lassen vermuten, dass es sich nicht nur um Vorgänge handelt, welche innerhalb der Grenzen des normalen physiologischen Geschehens liegen.

VII. Variationsbreite.

Die Pachypleurosaurusexemplare, welche bisher bekannt waren, besitzen eine totale Körperlänge von ca. 30 bis 40 cm. Die meisten Funde aus der Cava inferiore und Cava superiore gehören ebenfalls in diese Grössenordnung. Es war eine grosse Überraschung, als 1933 durch die Grabungen des Zoologischen Museums in den höheren Schichten des Ladinikums (bei „Alla Cascina") Exemplare von über 1 m geborgen werden konnten. Aus dem Bau des Skelettes dürfen wir schliessen, dass es sich um Nachkommen der geologisch älteren Formen handelt, nicht um neueingewanderte Tiere.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die Körpergrösse der Tiere im Laufe der Entwicklung zunahm, oder ob es sich bei den Funden aus tieferen Schichten um nicht voll ausgewachsene Tiere handelt. Es wäre denkbar, dass die erstgenannten Fundorte nur dem Habitat oder dem Begräbnisort von jungen Tieren entsprachen, und dass die ausgewachsenen Tiere anderswo lebten. Gegen diese Annahme spricht die Lage der Fundpunkte. Die Schichten der Cava inferiore wurden an verschiedenen, weit voneinander entfernten Orten aufgeschlossen. Das Areal, welches zwischen diesen Fundstellen liegt, hat eine W–E-Ausdehnung von ca. 7,5 km. Die Fundorte sind folgende: Val Serrata, Acqua del Ghiffo, Val Piodissa, Gannagebiet. Die Fundstellen zeigen durchaus gleichartige Verhältnisse. Es finden sich in diesen Schichten nur Individuen von der Minimalgrösse von ca. 7—8 cm bis höchstens 45 cm. In der Fundstelle „Alla Cascina", welche in den höchsten bis jetzt ausgebeuteten Schichten des Ladinikums liegt, und welche geographisch innerhalb des genannten Areals liegt, kommen kleine und sehr grosse Individuen nebeneinander vor.

Die Exemplare von ca. 40—50 cm Körperlänge, welche die grössten aus den Schichten der Cava superiore sind, darf man kaum als juvenil bezeichnen, solange nicht aus den gleichen Schichten grössere Exemplare bekannt werden.

Werden die Osteosklerose und namentlich die Pachyostose, welche an den Skeletten der erstgenannten Fundorte regelmässig vorhanden sind, als pathologische Erscheinung gewertet, so lässt sich daran denken, dass die Tiere infolge der Osteosklerose und Pachyostose nicht die maximalen,

im Bereich der Art liegenden Dimensionen erreichten. Bei dieser Annahme würde sich das Auftreten grösserer Individuen in den höheren Schichten („Alla Cascina") aus dem Wegfallen der Pachyostose verstehen lassen. Andererseits ist eine Grössenzunahme im Laufe der Stammesgeschichte auch ohne besondere Hypothesen verständlich.

Ich habe bei der Beschreibung des Skelettes verschiedentlich darauf aufmerksam gemacht, dass wir in Pachypleurosaurus ein Tier vor uns haben, dessen Skelett so beträchtliche Variationen aufweist, dass es schwer fällt, eine Norm herauszulesen. Ich möchte darauf hinweisen, dass es sich nicht etwa nur um Dimensionsverschiedenheiten handelt, sondern auch um unzweideutige Formdifferenzen und um bedeutende Zahlenunterschiede, z. B. bei den Wirbelzahlen. Die Formverschiedenheiten der einzelnen Skeletteile wurde schon in der osteologischen Beschreibung erwähnt; sie beruhen hauptsächlich auf dem wechselnden Grad der Osteosklerose.

Es liegt nahe, zu denken, dass auch die Dimensionsvariation auf dem verschiedenen Grad der Pachyostose beruht. Dies trifft zu für alle Angaben über Dickenmasse etc., nicht dagegen für die Längenmasse. Durch extreme Osteosklerose kann ein Knochen dick und plump werden, dagegen nicht länger (siehe den Abschnitt über Pachyostose und Osteosklerose). Anders natürlich, wenn wir annehmen, dass der arrostische Zustand einer Art neben anderen Faktoren durch Störung des inkretorischen Systems, welches seinerseits wachstumsfördernd bzw. -hemmend wirken kann, bedingt wird (vgl. J. L. Wilser 1931).

Ich habe die Längenmasse verschiedener Extremitätenknochen tabellarisch zusammengestellt, obschon einer solchen Masstabelle verschiedene Fehler anhaften. Eine der häufigsten Fehlerquellen bei solchen Messungen ist die Kompression der Knochen (vgl. v. Huene 1922). Diese Fehlerquelle kommt in unserem Falle nicht in Betracht, deswegen, weil die Knochen von Pachypleurosaurus so massiv gebaut sind, dass im mikroskopischen Bau keine deutlichen Verquetschungen nachweisbar sind. Nur die Schädel von Pachypleurosaurus sind stark dorso-ventral komprimiert, so dass ich auf diesbezügliche Massangaben verzichten musste.

Ein weiterer Fehler liegt darin, dass wir bei fossilen Skeletten die Messungen nie so genau durchführen können, wie bei rezenten, es sei denn, die fossilen Knochen seien vollständig freipräpariert.

Ich habe absichtlich darauf verzichtet, die Längendifferenzen der Extremitäten in Form einer Variationskurve zu veröffentlichen, weil es sich gezeigt hat, dass eine solche Darstellung viel grössere Individuenzahlen erfordert, als sie mir momentan zur Verfügung stehen.

Die Tabellen 1—3 enthalten die absoluten Längenmasse in Millimeter folgender Extremitätenknochen: Humerus, Radius, Ulna, Femur, Tibia und Fibula; ferner die mittlere Länge von vier Thoracalwirbeln. Ich habe diese Grösse als Vergleichsmasstab gewählt, um die Tiere mehr oder minder nach ihrer Grösse gruppieren zu können (die meisten Skelette sind nicht ganz vollständig, so dass ich in der Weise die Grössenordnung der Tiere einigermassen ermitteln musste)[1]). Die Exemplare sind nach dem Niveau ihrer Fundstelle vereinigt:

Alla Cascina (höchstes Niveau)
Niveau über Acqua del Ghiffo

[1]) Selbstverständlich ist auch dieser Vergleichsmasstab nicht geeignet, Angaben über die absolute Grösse der Tiere zu ersetzen. Es wäre z. B. falsch, an Hand der gleichen Länge von vier mittleren Rumpfwirbeln, ein Exemplar aus dem „Tetto nuovo" mit einem solchen aus „Alla Cascina" vergleichen zu wollen. Es lässt sich am ganzen Skelett kein Mass finden, welches geeignet wäre, die absolute Grösse der Tiere ersatzweise darzustellen.

Acqua del Ghiffo, Cava superiore
Val Piodissa, Cava inferiore
Ganna-Gebiet, Cava inferiore
Acqua del Ghiffo, Cava inferiore
Val Serrata, Cava inferiore
Valporina, Tetto nuovo (tiefstes Niveau).

Bei einigen Individuen (in der Tabelle mit * bezeichnet) wissen wir nicht genau, aus welchen Schichten sie stammen; es handelt sich um Stücke, welche beim Absuchen von verstürzten Blöcken gefunden worden sind. Es spricht alles dafür, dass sie zwischen die Niveaus der Cava inferiore und „Alla Cascina" einzureihen sind.

Valporina. Tabelle 1.

Ex.	Länge von 4 Wirbeln	Humerus	Radius	Ulna	Femur	Tibia	Fibula
104	15,5	17,2			18,4		
99	15,5	19,3			18,9		
103	16,0	15,8			16,4		
98	16,0	19,5	—		20,1		
10	16,0	23,5	12,6	11,5	20,2	10,5	11,5
82	17,0	17,6	—		19,0		
9	17,0	17,2	9,6	8,8	18,4	9,6	10,6
102	17,5	18,2	—		16,1		
101	18,5	21,0	—		19,6		
14	21,0	29,0	14,6	13,8	23,4	13,4	13,4
57	21,0	27,8	15,4	14,2	24,4	14,0	14,0
27	28,0	41,2	—	—	36,1		
100	32,0	40,2	24,3	21,7	36,4	20,4	21,2
Cava inferiore.							
17	3,7	3,9	—	—	5,0		—
40	8,9	9,6	—	—	11,6		
7	11,0	13,1	6,6	5,3	11,4	6,0	6,5
37	11,5	16,7	9,0	7,7	16,0	7,8	8,3
34	12,0	18,7	10,6	8,8	16,8	8,9	9,4
88	12,5	14,4	8,4	7,4	15,2	7,5	8,0
29	13,0	14,8	8,5	7,5	15,6	7,9	8,8
91	13,5	17,6	9,5	8,3	15,9	—	—
13	14,0	16,9	—	—	17,6		—
51	14,0	19,3	10,4	8,7	17,6		9,2
26	15,0	17,0	—	—	15,8		—
8	15,5	23,9	12,1	10,5	19,2	9,9	10,5
30	16,0	18,7	10,4	9,2	19,2	—	—
77	16,5	17,6	10,0	8,8	18,0	9,0	9,7
95	18,0	20,4	11,1	9,6	21,3		—
78	19,0	14,4	9,1	7,4	16,3	8,4	9,0
60	20,0	27,2	—	—	27,2	—	
94	20,0	16,8	9,5	7,7	17,9	9,2	9,2

Acqua del Ghiffo. **Tabelle 2.**

Ex.	Länge von 4 Wirbeln	Humerus	Radius	Ulna	Femur	Tibia	Fibula
41	3,2	3,4	—	—	3,9	—	—
16	4,6	4,0	2,7	2,4	5,5	2,7	2,7
52	4,8	3,2	—	—	4,2	—	—
105	5,6	3,7	—	—	5,5	—	—
79	10,0	8,4	4,9	3,9	9,7	5,0	5,6
53	10,5	9,3	5,3	4,4	10,1	5,2	6,1
75	12,0	18,7	10,0	8,9	17,4	8,6	9,4
70	12,5	9,8	6,5	5,1	11,6	6,1	6,7
11	13,0	17,3	—	—	14,0	7,0	7,0
2	13,0	11,4	6,4	5,2	11,6	6,3	6,9
12	14,0	11,7	6,9	6,0	12,7	6,4	7,5
81	14,0	15,4	—	—	12,4	—	—
21	14,0	12,1	—	—	12,4	—	—
19	14,5	13,6	8,0	6,8	13,3	7,0	7,9
18	15,0	17,7	10,0	8,6	14,3	8,0	8,0
39	15,0	16,6	9,3	7,7	14,6	7,4	8,0
89	16,0	18,8	—	—	15,0	—	—
31	17,0	18,8	10,3	8,8	15,2	7,9	8,4
4	17,0	13,2	7,1	6,3	13,6	7,1	8,1
76	17,0	19,0	—	—	15,0	—	—
50	17,0	14,5	8,2	7,1	15,8	—	—
90	17,0	15,0	—	—	15,6	—	—
3	17,5	22,6	12,4	10,8	18,3	9,0	9,0
1	18,0	24,3	12,6	11,2	20,8	10,6	10,8
20	18,0	17,3	9,8	7,8	17,3	9,6	10,0
55	18,0	16,9	—	—	16,6	—	—
71	18,0	19,8	—	—	13,4	—	—
73	18,0	20,0	10,1	8,6	15,5	8,4	8,9
74	18,0	15,5	8,8	7,4	16,2	8,3	9,7
80	19,5	21,3	12,1	10,5	17,8	9,6	10,8
28	21,5	19,7	10,6	8,7	19,1	10,0	10,4
85	24,0	18,3	—	—	18,3	—	—
54	33,0	30,3	15,8	14,4	29,0	16,3	17,2

In Tabelle 4 habe ich die ganz jungen Tiere nochmals gesondert zusammengestellt; die Fundorte wurden folgendermassen abgekürzt:

I = Cava inferiore

G = Acqua del Ghiffo (C. superiore)

In Tabelle 5 sind Humerus- und Femurlängen vergleichsweise zusammengestellt; die Humeruswerte finden sich in steigender Anordnung. In Tabelle 6 sind speziell die Grössen von Humerus, Radius und Ulna bei stetiger Grössenzunahme der Humeri eingetragen.

Die Tabelle 7 enthält die Variation der Wirbelzahlen.

Aus den Tabellen 1—4 lassen sich einige wertvolle Tatsachen herauslesen. Einerseits ist es auffällig, dass das Grössenverhältnis zwischen den kleinsten und den grössten Individuen derselben Fundstelle etwa 1 : 6 beträgt. Wenn wir uns überlegen, welches Grössenverhältnis besteht zwischen einem Individuum von Lacerta agilis, welches soeben die Eihülle verlassen hat, und einem ausge-

wachsenen Tier (Verhältnis etwa 1 : 4), so müssen wir annehmen, dass es sich bei den kleinsten Exemplaren von Pachypleurosaurus wahrscheinlich um Embryonen handelt. Dass diese kleinen Exemplare schon ein gut entwickeltes Skelett besitzen, lässt sich wohl kaum anders erklären, als dass die Osteosklerose erblich ist (dies wurde schon verschiedentlich angegeben, so auch von v. Nopcsa 1923).

Niveau höher als Acqua del Ghiffo. Tabelle 3.

Ex.	Länge von 4 Wirbeln	Humerus	Radius	Ulna	Femur	Tibia	Fibula
59	23,0	22,0	14,0	10,8	17,2		
*46	44,0	52,0	27,2	23,7	37,2	22,2	23,4
*47	49,0	63,0	37,7	32,7	45,8	26,4	29,1
			Alla Cascina.				
48	16,0	17,8	—	—	11,9		
56	17,0	19,9	10,8	8,4	11,7	6,6	9,3
96	19,0	22,1	11,6	9,8	14,6	7,6	9,2
97	20,5	24,2	12,4	10,2	16,0	8,7	10,2
49	21,5	31,6	17,4	14,4	17,8		
63	24,0	28,7	16,0	13,7	18,1	10,6	11,9
15	24,0	35,2	18,5	15,0	20,0	11,3	12,6
36	24,5	25,4	14,2	11,2	16,9		
33	25,0	34,2	17,5	13,7	19,1	10,9	11,9
62	25,0	30,0	—	—	19,7		
38	26,0	35,3	17,9	14,2	25,4		
61	27,0	38,9	20,6	17,5	24,4	14,6	16,6
43	43,0	60,5	29,4	23,6	33,7	20,2	21,7
35	45,0	52,7	28,5	23,6	32,7		
44	54,0	71,8	38,2	31,2	42,2	26,5	29,0
67	56,0	70,6	38,0	31,6	42,2	25,3	27,3
45	58,5	81,3	40,7	35,1	44,8	26,0	29,0
69	60,0	80,9	41,8	35,5	47,5	25,8	31,4

Junge Exemplare. Tabelle 4.

Fundort	Ex.	Länge von 4 Wirbeln	Humerus	Femur
G.	41	3,2	3,4	3,9
J.	17	3,7	3,9	5,0
G.	16	4,6	4,0	5,5
G.	52	4,8	3,2	4,2
G.	105	5,6	3,7	5,5
J.	40	8,9	9,6	11,6

Es ist weiter aus den Tabellen 1—4 ersichtlich, dass keine sichtbare Relation besteht zwischen der Körpergrösse (hier angegeben in der mittleren Länge von vier Rumpfwirbeln) und der Länge der Extremitäten. Vor allem aber ist das Längenverhältnis von Humerus und Femur interessant.

Längenmasse von Humerus und Femur. Tabelle 5.

Ex.	Humerus	Femur	Ex.	Humerus	Femur	Ex.	Humerus	Femur
52	3,2	4,2	26	17,0	15,8	59	22,0	17,2
41	3,4	3,9	104	17,2	18,4	96	22,1	14,6
105	3,7	5,5	9	17,2	18,4	3	22,6	18,3
17	3,9	5,0	11	17,3	14,0	10	23,9	19,2
16	4,0	5,5	20	17,3	17,3	8	23,5	20,2
79	8,4	9,7	82	17,6	19,0	97	24,2	16,0
53	9,3	10,1	91	17,6	15,9	1	24,3	20,8
40	9,6	11,6	77	17,6	18,0	36	25,4	16,9
70	9,8	11,6	18	17,7	14,3	60	27,2	27,2
2	11,4	11,6	48	17,8	11,9	57	27,8	24,4
12	11,7	12,7	102	18,2	16,1	63	28,7	18,1
21	12,1	12,4	85	18,3	18,3	14	29,0	23,4
7	13,1	11,4	34	18,7	16,8	62	30,0	19,7
4	13,2	13,6	75	18,7	17,4	54	30,3	29,0
19	13,6	13,3	30	18,7	19,2	49	31,6	17,8
88	14,4	15,2	89	18,8	15,0	33	34,2	19,1
78	14,4	16,3	31	18,8	15,2	15	35,2	20,0
50	14,5	15,8	76	19,0	15,0	38	35,3	25,4
29	14,8	15,6	99	19,3	18,9	61	38,9	24,4
90	15,0	15,6	51	19,3	17,6	100	40,4	36,4
81	15,4	12,4	98	19,5	20,1	27	41,2	36,1
74	15,5	16,2	28	19,7	19,1	46	52,0	37,2
103	15,8	16,4	71	19,8	13,4	35	52,7	32,7
39	16,6	14,6	56	19,9	11,7	43	60,5	33,7
37	16,7	16,0	73	20,0	15,5	47	63,0	45,8
94	16,8	17,9	95	20,4	21,3	67	70,6	42,2
55	16,9	16,6	101	21,0	19,6	44	71,8	42,2
13	16,9	17,6	80	21,3	17,8	69	80,9	47,5
						45	81,3	44,8

In der Tabelle 5 finden wir Individuen, deren Humerus länger ist als das Femur, aber auch solche, deren Humerus kürzer oder gleich lang wie das Femur ist. Bei Jungtieren ist der Humerus stets kürzer als das Femur (siehe Tabelle 4). Dieser Befund ist deshalb von Interesse, weil er zeigt, dass den Extremitätenproportionen keine allzu grosse taxonomische Bedeutung zukommt. v. Nopcsa hat 1928 den Extremitätenproportionen zu viel systematische Bedeutung beigemessen; er hat versucht, diese Proportionen bei verschiedenen Nothosauriden in folgender Tabelle zusammenzustellen:

Genus	Humerus antibrachium	Femur Tibia	Humerus Femur
Dactylosaurus	10 : 5	10 : 5,9	10 : 8,5
Neusticosaurus	10 : 4,1	10 : 6,6	10 : 7,1
Pachypleurosaurus	10 : 5,7	10 : 6,5	10 : 8,2
Psilotrachelosaurus	10 : 5,4	10 : 5,4	10 : 10
Nothosaurus	10 : 5,2	10 : 4,4	10 : 11
Lariosaurus	10 : 5,5	10 : 4,4	10 : 12
Rhaeticonia	10 : 5,5	10 : 5,2	10 : 13
Anarosaurus	—	—	10 : 13
Macromerosaurus	10 : 4,2	10 : 3,6	10 : 14

Es ist zu bemerken, dass die Masse bei einigen dieser Formen nicht genau zu ermitteln sind, z. B. das Femur von Dactylosaurus. Bei Neusticosaurus pusillus O. Fraas sp. ist das Femur nach den Abbildungen von O. Fraas, Württ. Jahreshefte, 37. Jahrgang, 1881, und nach Seeley, Quart. Journal, vol. 38, 1882, Tafel XIII, sowie bei Neusticosaurus pygmaeus E. Fraas, Schwäb. Trias-Saurier (Festgabe Nat. Cabinett 1896) länger als der Humerus; ich hatte Gelegenheit, dank dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn Dr. F. Berckhemer, Hauptkonservator am Nat. Kabinett in Stuttgart, die dort befindlichen Stücke von Neusticosaurus pusillus und pygmaeus einzusehen und konnte feststellen, dass das Humerus-Femur-Verhältnis auch bei Neusticosaurus wechselt, und zwar Humerus länger, bis gleich, und kürzer als das Femur (das letztere Verhältnis ist das häufigste).

Das Humerus-Femur-Verhältnis von Macromerosaurus in v. Nopcsa's Tabelle stimmt nicht genau; v. Nopcsa hat wahrscheinlich die Masse aus Curioni's Tafelfigur entnommen. Das genannte Verhältnis beträgt nach den Angaben von B. Peyer (1933) 10 : 12,4.

Wenn wir die beiden extremen Fälle von Humerus-Femur-Verhältnis in der Tabelle von v. Nopcsa

Neusticosaurus Humerus : Femur . . . . . 10 : 7,1
Macromerosaurus „ : „ . . . . . 10 : 12,4

vergleichen mit den extremen Proportionen bei Pachypleurosauriden,

Pachypleurosaurus Ex. 45 Humerus : Femur . . . . . 10 : 5,5
„ „ 78 „ : „ . . . . . 10 : 11,3

so ergibt sich ohne weiteres, dass diese Proportionen weder generisch noch spezifisch verwendet werden können (vgl. Tab. 5).

Längenmasse von Radius und Ulna. Tabelle 6.

Ex.	Humerus	Radius	Ulna	Ex.	Humerus	Radius	Ulna	Ex.	Humerus	Radius	Ulna
16	4,0	2,7	2,4	77	17,6	10,0	8,8	57	27,8	15,4	14,2
79	8,4	4,9	3,9	18	17,7	10,0	8,6	63	28,7	16,0	13,7
53	9,3	5,3	4,4	75	18,7	10,0	8,9	14	29,0	14,6	13,8
70	9,8	6,5	5,1	30	18,7	10,4	9,2	54	30,3	15,8	14,4
2	11,4	6,4	5,2	34	18,7	10,6	8,8	49	31,6	17,4	14,4
7	13,1	6,6	3,5	31	18,8	10,3	8,8	33	34,2	17,5	13,7
4	13,2	7,1	6,3	51	19,3	10,4	8,7	15	35,2	18,5	15,0
19	13,6	8,0	6,8	28	19,7	10,6	8,7	38	35,3	17,9	14,2
88	14,4	8,4	7,4	56	19,9	10,8	8,4	61	38,9	20,6	17,5
78	14,4	9,1	7,4	73	20,0	10,1	8,6	100	40,4	24,3	21,7
50	14,5	8,2	7,1	80	21,3	12,1	10,5	46	52,0	27,2	23,7
29	14,8	8,5	7,5	59	22,0	14,0	10,8	35	52,7	28,5	23,6
74	15,5	8,8	7,4	96	22,1	11,6	9,8	43	60,5	29,4	24,0
39	16,6	9,3	7,7	3	22,6	12,4	10,8	47	63,0	37,7	32,7
37	16,7	9,0	7,7	10	23,5	12,6	11,5	67	70,6	38,0	31,6
94	16,8	9,5	7,7	8	23,9	12,1	10,4	44	71,8	38,2	31,2
9	17,2	9,6	8,8	97	24,2	12,4	10,2	69	80,9	41,8	35,5
20	17,3	9,8	7,8	1	24,3	12,6	11,2	45	81,3	40,7	35,1
91	17,6	9,5	8,3	36	25,4	14,2	11,2				

v. Nopcsa hat auch das Verhältnis von Stylopodium zum Zygopodium in seine Tabellen einbezogen.

Um zu zeigen, dass diese Proportionen ebenfalls wechseln können, möchte ich auch hier die extremen Fälle in Nopcsa's Abgaben zitieren, um dann einen Vergleich mit den Verhältnissen bei Pachypleurosaurus ziehen zu können:

Neusticosaurus	Humerus	:	Antebrachium	10 : 4,1
Pachypleurosaurus	„	:	„	10 : 5,7
Pachypleurosaurus Ex. 43	„	:	„	10 : 4,8
„ „ 45	„	:	„	10 : 5,0
„ „ 34	„	:	„	10 : 5,6
„ „ 59	„	:	„	10 : 6,3

(vgl. auch Tab. 6.)

Von besonderem Interesse ist die grosse Variationsbreite der Wirbelzahlen. Die Zahl der Hals- und Rumpfwirbel, vor allem aber die Zahl der praesacralen Wirbel wurde von jeher als wertvolles taxonomisches Merkmal verwendet. v. Nopcsa hat 1928 ebenfalls eine Zusammenstellung der Wirbelzahlen verschiedener Nothosauriden gegeben, welche ich im folgenden zitieren möchte:

Genus	Cervical vertebrae	Dorsal vertebrae	Total
Pachypleurosaurus	15	20	35
Dactylosaurus	16	20	36
Psilotrachelosaurus	12 + x (18 ?)	19	(37 ?)
Rhaeticonia	18	21 (20 ?)	39
Nothosaurus	19	21	40
Anarosaurus	19	21	40
Macromerosaurus	21	21	42
Lariosaurus	18	23	41
Phygosaurus	22 + x	24	?
Neusticosaurus	20	24	44

Wenn wir diese Angaben mit den Wirbelzahlen von Pachypleurosaurus in Tabelle 7 vergleichen, so ergibt sich, dass die Zahl der Praesacralwirbel innerhalb des Genus Pachypleurosaurus von 32 auf 42 variieren kann. Damit dürfte wohl einwandfrei bewiesen sein, dass auch dieses Kriterium systematisch von geringer Bedeutung ist. Es ist selbstverständlich, dass dies nicht für alle Wirbeltiere zutrifft, sicher aber für die Nothosauriden.

Die Zahl der Sacralwirbel variiert zwischen 3 und 4, wie aus Tabelle 7 hervorgeht. Diese Variation ist so gering, dass diesem Merkmal wahrscheinlich systematische Bedeutung zukommt, obschon wir die Variationsbreite der Wirbelzahlen bei den übrigen Nothosauriden nicht kennen.

Lariosaurus besitzt 5 Sacralwirbel. B. Peyer weist 1933 darauf hin, dass die Sacralwirbelzahl bei den bekannten Pachypleurosauridae kleiner sei, als bei den Nothosauridae. Mit der Ausbildung einer grossen Temporalöffnung geht bei den bis jetzt bekannten, gut erhaltenen Nothosauriden die grössere Zahl der Sacralwirbel parallel.

Wenn wir die erstaunlich grosse Variation der Pachypleurosauriden mit der relativ geringen Variation eines rezenten Lacertiliers z. B. Lacerta muralis (Variation der Wirbelsäule siehe K. KÜHNE 1914) vergleichen, so wird man sich fragen müssen, weshalb die eine Tierform so starke, die andere aber verhältnismässig nur unbedeutende Variationen aufweist.

Wirbelzahlen. Tabelle 7.

Ex.	Zahl der Halswirbel	Zahl der Thoracal-wirbel	Zahl der Sacral-wirbel	Zahl der Caudal-wirbel	Zahl der Praesacral-wirbel
62	13	19	3	—	32
54	16	17	4	—	33
44	15	ca. 18	—	—	33
73	16—17	17—18	3	42	34
39	17	17	4	42	34
20	16—17	17—18	3—4	—	34
4	15—16	18—19	4	—	34
3	16	18	4	39	34
2	15—16	18—19	—	39	34
79	16	18	3	—	34
53	16	18	3	ca. 38	34
67	16	18	4	„ 48	34
1	16	19	4	„ 48	35
7	16—17	18—19	4	„ 44	35
12	17—18	17—18	4	—	35
11	17—18	17—18	—	—	35
16	16—17	18—19	3	ca. 44	35
18	17	18	—	—	35
28	15	20	4	ca. 40	35
36	17	18	4	—	35
61	16	19	3	—	35
78	17—18	17—18	4	ca. 37	35
14	15	20	4	„ 45	35
71	17—18	17—18	—	—	35
38	17	19	3	—	36
56	16—17	19—20	—	—	36
74	17	19	3	ca. 36	36
76	16	20	3	„ 38	36
15	15	22	4	„ 41	37
70	18	20	3	„ 40	38
29	18	20	4	„ 50	38
19	17—18	18—19	4	43	38
9	17	21	4	—	38
8	17	21	3	ca. 43	38
34	18	21	4	—	39
37	16—17	23—24	3	—	40
91	19	21	—	—	40
77	21	20	4	—	41
17	19—20	21—22	4	—	41
51	20	22	3	—	42
75	20	22	—	—	42

Aus dem Bau des Skelettes, besonders des Schultergürtels und der Vorderextremität von Pachypleurosaurus lässt sich sagen, dass dieses Reptil vom Land zum Wasserleben übergegangen

ist, und sich in einem, allerdings noch primitiven Anpassungszustand befindet. Damit ein Organismus sich in einem vollständig andersartigen Lebensraume behaupten kann, muss er sich in einem Zustand von weitgehender Reaktionsbereitschaft befinden (vgl. I. L. Wilser, 1931). Ich glaube, auf diese Weise lässt sich die grosse Variationsbreite des Reptilgenus Pachypleurosaurus erklären.

VIII. Systematik. Vergleich mit verwandten Formen.

Da ich in den vorangehenden Abschnitten zeigen konnte, dass die Pachypleurosauriden eine sehr grosse Variationsbreite aufweisen, ist es notwendig, die Frage der Systematik der Nothosauriden, insbesondere derjenigen Formen zu erörtern, welche mit Pachypleurosaurus näher verwandt sind.

Die historische Entwicklung der Systematik der Nothosauroidea brauche ich hier nicht wiederzugeben, weil dies in der Arbeit von B. Peyer 1933, pag. 117, enthalten ist, dagegen möchte ich die Gruppierung der Nothosauroidea nach dem Vorschlage von B. Peyer hier zitieren:

UNTERORDNUNG NOTHOSAUROIDEA.

Familie: Pachypleurosauridae.

Temporalöffnung klein. Humerus mehr oder weniger gerade, in der Mitte seiner Länge von rundlichem Querschnitt. Sacrum aus drei bis vier Wirbeln zusammengesetzt. Sacralrippen proximal nicht bis zum gegenseitigen Kontakt verbreitert. Im Carpus Intermedium klein, meist vor der Ulna liegend.

Pachypleurosaurus
Phygosaurus (s. cap., Fn. 1)
Neusticosaurus
Anarosaurus
Dactylosaurus
Psilotrachelosaurus (s. cap.).

Familie: Nothosauridae.

Temporalöffnung gross. Humerus mehr oder weniger gebogen, in der Mitte seiner Länge von abgeplattetem Querschnitt. Sacrum meist aus 5 Wirbeln zusammengesetzt, Sacralrippen bis zum gegenseitigen Kontakt verbreitert. Im Carpus das Intermedium gross, das Spatium interosseum begrenzend.

Nothosaurus
Germanosaurus, Cymatosaurus, Pistosaurus (s. corp.) Fn. 2
Simosaurus (s. corp.)
Proneusticosaurus (s. cap.)
Lariosaurus
Ceresiosaurus
ev. Rhaeticonia.

Fn. 1.) s. cap. = sine capite; ohne Schädel.

Fn. 2.) s. corp. = sine corpore; nur Schädel bekannt.

Angesichts der grossen Variationsbreite des Genus Pachypleurosaurus Broili wird es notwendig, nachzuprüfen, ob die übrigen Genera der Pachypleurosauridae weiterhin zu Recht bestehen.

1854 beschrieb E. Cornalia einen Triassaurier von Besano bei Porto Ceresio in der Nähe des Luganersees unter dem Namen Pachypleura edwardsi. Im Jahre 1881 veröffentlichte O. Fraas die Beschreibung eines Triassauriers aus der Lettenkohle von Hoheneck nördlich von Stuttgart: Simosaurus pusillus. Im folgenden Jahre (1882) erschien eine Arbeit von H. G. Seeley, in welcher der Autor auf die Unterschiede zwischen Simosaurus pusillus O. Fraas und den damals bekannten Simosauriern hinwies und vorschlug, die Bezeichnung Simosaurus pusillus fallen zu lassen und durch Neusticosaurus pusillus O. Fraas sp. zu ersetzen. 1884 beschrieb G. Gürich einen kleinen Saurier, Dactylosaurus gracilis, aus dem oberschlesischen Muschelkalk, wobei er die Unterschiede gegen Neusticosaurus und Pachypleura hervorhob. R. Lydekker machte im Jahre 1889 darauf aufmerksam (pag. 285, Fussnote 2), dass der Name „Pachypleura" schon für einen Käfer vergeben sei; er bezeichnet Neusticosaurus und Pachypleura als Angehörige derselben Gattung. Aus dem Muschelkalk von Remkersleben bei Magdeburg wurde durch W. Dames (1890) ein weiterer Saurier Anarosaurus pumilio bekannt. In dieser Arbeit werden die Differenzen zwischen Dactylosaurus und Neusticosaurus diskutiert. W. Dames folgt der Auffassung Lydekkers und K. A. v. Zittel's (Handbuch Bd. III, 1887—1890, pag. 486), indem er Neusticosaurus und Pachypleura als identische Genera bezeichnet. E. Fraas (1896) hat in den schwäbischen Triassauriern auch Neusticosaurus aus der Lettenkohle von Hoheneck bearbeitet und zur Spezies N. pusillus O. Fraas sp. eine weitere: N. pygmaeus E. Fraas sp. hinzugefügt. 1924 stellte G. v. Arthaber für einen Fund aus der südalpinen Trias, den Benecke in Perledo am Comersee erworben und der Sammlung des geologischen Institutes der Universität Strassburg überwiesen hatte und der von Deecke (1886) als zu Lariosaurus gehörig angesehen wurde, die Gattung und Art Phygosaurus perledicus auf. F. Broili publizierte (1927) einen Sauropterygierfund Rhaeticonia rothpletzi aus den Arlbergschichten (Ladinische Stufe) des Plattenbaches am Bürserberg bei Bludenz (Vorarlberg). In derselben Arbeit schlägt F. Broili vor, da er im Anschluss an Deecke und v. Arthaber die beiden Genera Neusticosaurus und Pachypleura als verschieden erachtet, den anschaulichen Namen „Pachypleura", welcher wie schon Lydekker (1889) erkannte, für eine Coleoptere vergeben war, in „Pachypleurosaurus" abzuändern. Im folgenden Jahre (1928) machte v. Nopcsa in den „Genera of Reptiles" unabhängig von Broili genau den selben Abänderungsvorschlag und schreibt infolgedessen (1928, pag. 22) Pachypleurosaurus Nopcsa. Die Priorität der neuen Benennung kommt aber, wie schon B. Peyer (1932) feststellt, zweifelsohne Broili zu. In den „Palaeontological notes on Reptiles" (1928) beschreibt v. Nopcsa einen weiteren Sauropterygier Psilotrachelosaurus töplitschi. Er hat die Stellung von Psilotrachelosaurus als Pachypleurosauride noch nicht erkannt. In derselben Arbeit gibt v. Nopcsa eine sorgfältige Neubeschreibung des Typusexemplares von Pachypleurosaurus, erwähnt Anarosaurus und beschreibt eine neue Art von Dactylosaurus: D. schröderi. Eine weitere vorläufige Beschreibung von Pachypleurosaurus wurde (1932) von B. Peyer veröffentlicht, und zwar an Hand von elf guten Exemplaren, welche aus dem grossen Tessiner Material ausgewählt wurden. Eine nächste Beschreibung von Pachypleurosauridenresten gibt B. Peyer (1933) anlässlich der

Neubeschreibung und -bearbeitung der Saurier von Perledo; es handelt sich um Pachypleurosaurier, welche bisher als Lariosaurier bekannt waren.

B. Peyer hat (1933) auf die Tatsache aufmerksam gemacht, dass alle Formen, welche er in die Familie der Pachypleurosauridae einreihte, eine sehr kleine Temporalöffnung besitzen, ferner einen mehr oder weniger geraden Humerus, welcher in der Mitte seiner Länge einen rundlichen Querschnitt aufweist. Die Zahl der Sacralwirbel beträgt 3 bis 4. Die Sacralrippen sind proximal nicht bis zur gegenseitigen Berührung verbreitert. Die Ulna ist kürzer und breiter als der Radius, die Carpalknöchelchen liegen vor der Ulna.

Diese Merkmale unterliegen beim gesamten mir vorliegenden Material keiner Variation; sie sind so konstant, dass man sie leicht an jedem Individuum erkennen kann.

Ich möchte vorerst in historischer Reihenfolge angeben, auf Grund welcher Merkmale die einzelnen Genera aufgestellt wurden, um nachfolgend angeben zu können, ob es sich um generische Verschiedenheiten handelt. Bezüglich der Literatur, welche sich mit der Abgrenzung von Pachypleurosaurus gegenüber Lariosaurus befasst, siehe B. Peyer (1933, pag. 5ff.).

O. Fraas beschrieb (1881) zwei Reste eines kleinen Triassauriers aus der Lettenkohle von Hoheneck nördlich von Stuttgart. Er war der Auffassung, dass diese Saurier nur spezifisch, nicht aber generisch von Simosaurus verschieden seien, nämlich durch die verschiedene Grösse. Aus diesem Grunde fügte O. Fraas zu den damaligen beiden Simosaurierarten eine dritte hinzu: S. pusillus. Diese Beschreibung wurde ohne Kenntnis der Pachypleura edwardsi Cornalia vorgenommen.

Im folgenden Jahre hat H. G. Seeley (1882) auf die generischen Differenzen zwischen der Gattung Simosaurus und diesem kleinen macrotrachelen Saurier hingewiesen. In dieser Arbeit ersetzt Seeley den Namen Simosaurus pusillus durch Neusticosaurus pusillus O. Fraas sp. Das Genus Pachypleura Cornalia wird in der Arbeit von Seeley nicht erwähnt.

1884 beschreibt G. Gürich einen weiteren Fund eines kleinen Triassauriers als Dactylosaurus gracilis. Als Verschiedenheiten gegenüber Neusticosaurus gibt Gürich vor allem folgende an:

Schädel: jederseits 2 Temporalöffnungen; Schädel breiter als bei Neusticosaurus.

Hals: Kürzer als die doppelte Länge des Schädels.

Extremität: „Die Krümmung des Oberarmes ist bei Neusticosaurus mehr dem distalen Ende zugerückt, Ulna und Radius sind weniger gerade, als bei Dactylosaurus und die Hand scheint nicht mehr wie 3 Zehen enthalten zu haben."

Die Angabe, dass der Schädel von Dactylosaurus jederseits 2 Temporalöffnungen besitze, beruht auf einem Irrtum. Als laterale Temporalöffnung bezeichnet Gürich in der Abbildung Taf. II, Fig. 1, den Zwischenraum zwischen dem Lateralrand des Squamosums und dem etwas dislozierten Unterkiefer. Die weitere Angabe, der Schädel von Dactylosaurus sei breiter als derjenige von Neusticosaurus, beruht zweifelsohne auf dem verschiedenen Grad der dorso-ventralen Kompression. Durch Druck entstandene Formverschiedenheiten der Schädel lassen sich auch am Material von Pachypleurosaurus nachweisen. Die Länge des Halses ist nach Gürich geringer als die doppelte Länge des Schädels, wobei zu bemerken ist, dass in der Abbildung Taf. II, Fig. 1, die Schädellänge nicht ermittelt werden kann, weil nur die hintere Partie des Schädels erhalten ist. Die Form der Humeri wechselt bei den Pachypleurosauriden sehr stark (vgl. Osteologie: Vorderextremität). Die Krümmungsdifferenz von Radius und Ulna bei Dactylosaurus und Neusticosaurus ist derartig gering, dass sie systematisch nicht verwendbar ist. Die Bemerkung Gürich's, Neustico-

saurus habe wohl kaum mehr wie 3 Zehen an der Hand besessen, ist auf SEELEY (1882) zurückzuführen; SEELEY schreibt pag. 361: " The number of digits is uncertain, and there may not have been more than three ".

GÜRICH erörtert anhangsweise Pachypleura edwardsi Cornalia, ohne aber näher darauf einzugehen.

1890 erschien eine Arbeit von W. DAMES, in welcher ein weiterer Sauropterygier, Anarosaurus pumilio, beschrieben wird. DAMES betrachtet Neusticosaurus und Pachypleura als Angehörige desselben Genus und gibt für Anarosaurus gegenüber diesen Genera folgende Unterschiede an:

„Anarosaurus unterscheidet sich von ihnen durch die glatte, aller Kanten entbehrende Gaumenfläche, durch den Besitz grosser Fangzähne vorn in der Schnauze, durch den Nothosaurus-ähnlichen, gekrümmten Humerus, ferner auch dadurch, dass die Tibia bedeutend dicker ist als die Fibula, während sie bei Neusticosaurus gleich stark und wahrscheinlich auch relativ bedeutend kürzer sind.

Zu diesen Differenzen ist folgendes zu bemerken: Bei Pachypleurosaurus ist das Gaumendach regelmässig stark an die Innenfläche des Schädeldaches angepresst (vgl. Abschnitt Schädel), so dass man auf der Ventralseite der Schädel das Relief des Schädeldaches deutlich sehen kann. Es besteht kein Zweifel, dass die Gaumenfläche von Pachypleurosaurus ursprünglich ebenfalls glatt war. Pachypleurosaurus besitzt auch grosse Fangzähne vorn in der Schnauze, allerdings nicht von der Form, wie sie DAMES in Textfig. 2 abbildet. Es kann gelegentlich auch bei Pachypleurosaurus vorkommen, dass der Humerus Nothosaurus-ähnlich gekrümmt ist (z. B. bei Ex. 60); charakteristisch ist für die Pachypleurosauriden, dass der Querschnitt in der Mitte der Länge rundlich (bei den Nothosauriden oval) ist. Das Grössen- und Dickenverhältnis von Tibia und Fibula geht ohne weiteres in den Rahmen der Variationsbreite hinein.

W. DAMES führt folgende Unterschiede von Anarosaurus gegenüber Dactylosaurus auf:

Dactylosaurus hat breite, kurze Halswirbel, zierlichen Humerus ohne Entepicondyloidarforamen, wesentlich anders geformtes, mit geradem Vorderrand versehenes Coracoid.

Der Unterschied, dass Dactylosaurus breite, kurze Halswirbel besitze, ist unverständlich, weil Anarosaurus ebensolche aufweist. Die Angabe über den Humerus von Dactylosaurus hängt mit der Stellung dieses Knochens zusammen; das Foramen entepicondyloideum ist nur dann nachweisbar, wenn in seiner Umgebung die Dorsal- oder Ventralfläche des Humerus sichtbar ist. Nach der Zeichnung Taf. II, Fig. 1, in der Arbeit von GÜRICH (1884) wird es schwierig zu entscheiden, ob das Coracoid von Dactylosaurus gracilis wirklich eine so befremdende Form besitzt, oder ob es sich aber um eine unvollständige Erhaltung dieser Knochenplatten handelt; das letztere scheint viel wahrscheinlicher zu sein; die andere Spezies, D. schröderi, welche durch v. NOPCSA 1928 beschrieben wurde, besitzt durchaus normalgeformte Coracoide. Überdies muss beigefügt werden, dass auch die Form der Coracoide bei Pachypleurosaurus bedeutenden Variationen unterworfen ist (vgl. Abschnitt Schultergürtel).

Die einzelne Querspange des Gastralpanzers von Anarosaurus besteht laut mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. B. PEYER aus einem unpaaren Mittelstück und je zwei seitlichen Stücken.

1924 stellte G. v. ARTHABER für einen schon lange bekannten und in der Literatur unter dem Namen Lariosaurus aufgeführten Fund, welcher aus der südalpinen Trias von Perledo am Comersee stammt, die Gattung und Art Phygosaurus perledicus ARTH. auf. Anlässlich der Neubearbeitung der Saurier von Perledo am Comersee durch B. PEYER (1933) wurde auch diesem Fund eine Neu-

beschreibung gewidmet. Zu jener Zeit konnte nicht daran gedacht werden, Phygosaurus, dessen nahe Verwandtschaft mit Pachypleurosaurus nicht verkannt wurde, in die Gattung Pachypleurosaurus einzubeziehen. Die neuen Funde von Pachypleurosaurus machen eine erneute Prüfung notwendig.

Phygosaurus ist nach B. Peyer durch folgende Merkmale charakterisiert:

1. „Das Coracoid besitzt eine ausgedehntere Symphysenpartie; auch der Gelenkteil ist etwas breiter, die mittlere Partie stärker verschmälert, die Ränder entsprechend stärker geschweift als bei Pachypleurosaurus."

2. „Die Rippen sind dadurch verschieden, dass ihr Querschnitt bei Pachypleurosaurus nahe dem Gelenk etwa kreisrund, beim Strassburgerexemplar dagegen oblong, in dorso-ventraler Richtung ausgedehnt erscheint. Zudem verjüngen sich die Pachypleurosauridenrippen von einer nahe der Wirbelsäule gelegenen Stelle grösster Dicke gegen die Gelenkstelle mit der Diapophyse hin, während die Rippen des Strassburger Exemplars unmittelbar an der Gelenkstelle ihre grösste dorso-ventrale Ausdehnung besitzen und von da gleichmässig nach aussen abnehmen."

3. „Jede einzelne Spange des Gastralapparates ist beim Strassburger Exemplar wenigstens im mittleren und hinteren Rumpfgebiet aus einem Mittelstück und je zwei seitlichen Stücken, also insgesamt fünf Stücken zusammengesetzt, während bei Pachypleurosaurus bisher nur drei Elemente, ein unpaares Mittelstück und je ein Seitenstück nachgewiesen werden konnten. Möglicherweise verhalten sich aber die vordersten Bauchrippen des Strassburgerexemplars hinsichtlich der Zusammensetzung wie Pachypleurosaurus."

Zu diesen drei Punkten muss ich auf Grund des mir vorliegenden Materials von Pachypleurosaurus folgendes hinzufügen:

Die Form der Coracoide von Phygosaurus stimmt ganz genau überein mit der Form der Coracoide unserer geologisch jüngsten Pachypleurosauriden von „Alla Cascina". Die Form des proximalen Rippenabschnittes von Phygosaurus findet sich ebenfalls in der genau gleichen Ausbildung vor bei Pachypleurosaurus von „Alla Cascina".

Dagegen lassen sich bei keinem, mir vorliegenden Exemplar von Pachypleurosaurus in einer queren Spange des Gastralskelettes fünf einzelne Elemente beobachten, sondern immer nur deren drei, ein unpaares Mittelstück und je ein seitliches Stück.

Mithin bleibt nur dieser kleine Unterschied im Bau des Gastralapparates. Diese Differenz allein scheint mir zur Abtrennung einer selbständigen Gattung nicht hinreichend.

Die einzelne Querspange besteht bei Anarosaurus laut mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. B. Peyer ebenfalls aus fünf Elementen.

Endlich wird es noch notwendig sein, nachzuprüfen, auf welchen Merkmalen das Genus Psilotrachelosaurus töplitschi, welches von v. Nopcsa (1928) aufgestellt wurde, beruht. v. Nopcsa schreibt pag. 37:

" As visible at a glance, the general proportions of the limbs, furthermore of the humerus to the antibrachium recall in the new fossil to some extent Pachypleurosaurus and Lariosaurus, but not so strongly as to warrant a generic identity. From Lariosaurus the new fossil can easily be distinguished by the shape of the humerus, and the number of the sacrals, from Pachypleurosaurus by the longer and more slender neck and by the shape of the shoulder girdle. The shoulder girdle of the Töplitsch fossil and its long and slender neck both recall strongly Neusticosaurus, but from this genus the Töplitsch fossil differs again rather much by the number of the dorsal

vertebrae and by the proportions of the limb bones. The equal length of all five metatarsals separates the Töplitsch fossil from all other Nothosauroidae."

Ich habe im Abschnitt Variationsbreite einwandfrei zeigen können, dass den Extremitätenproportionen sowie den Wirbelzahlen bei diesen Reptilien keine allzu grosse taxonomische Bedeutung zukommt. Die Darstellung des Coracoids (vgl. Tafel II, Fig. 1, Palaeontological notes on Reptiles 1928) bedarf dringend einer Nachprüfung; ein derart geformtes Coracoid lässt sich bei keinem Nothosauriden beobachten. v. Nopcsa's Angabe, die fünf Metatarsalia seien gleich lang, muss wohl auf einem Verschreiben beruhen, denn auf der Photographie (v. Nopcsa 1928, Tafel II, Fig. 1) lassen sich beträchtliche Längenunterschiede erkennen. Die ganze Extremität macht einen durchaus pachypleurosauridenartigen Eindruck.

Merkmale, welche eine generische Unterscheidung gegenüber Pachypleurosaurus erlauben, kann ich nicht finden. Psilotrachelosaurus ist schon von B. Peyer (1933, pag. 118) auf Grund des Baues der Vorderextremität zu den Pachypleurosauriden gestellt worden.

Aus der Diskussion ist ersichtlich, dass alle diese Formen, Neusticosaurus, Dactylosaurus, Anarosaurus, Phygosaurus Psilotrachelosaurus generisch wohl nicht verschieden sind, sondern eher nur spezifisch.

An dieser Stelle möchte ich aber betonen, dass wir mit Ausnahme von Pachypleurosaurus alle übrigen Genera nur dürftig kennen. Die meisten Stücke sind mangelhaft erhalten, so dass die absolute Identität erst dann bewiesen werden kann, wenn von allen diesen Formen gute Neufunde bekannt werden.

Wir kennen heute noch nicht, oder nicht genügend:

von Neusticosaurus:	den Schädel
	die Carpal- bzw. Tarsalverhältnisse
	die Phalangenzahlen
	den Gastralapparat
von Dactylosaurus:	das Femur
	das Becken
	die Interclavicula
	den Gastralapparat
von Anarosaurus:	den Schultergürtel
	die Unterarmknochen und die Hand
	die Unterschenkelknochen und den Fuss
	die Zahl der Praesacralwirbel
	den Schwanz
von Phygosaurus:	den Schädel
	z. T. den Hals
	das Becken
	den Schwanz
	die Hand
	die Hinterextremität

von Psilotrachelosaurus: den Schädel
z. T. den Hals
die Form der Coracoide
die Interclavicula
den Gastralapparat
den Schwanz
die Phalangenzahl der Hand.

Aus diesem Grund schlage ich vor, trotzdem ich von der generischen Identität aller dieser Formen überzeugt bin, die einzelnen Genera wie bisher bestehen zu lassen.

Ein weiterer Umstand, welcher ein vorläufiges Bestehenlassen der einzelnen Genera rechtfertigt, ist die geographische Verbreitung dieser Formen. Pachypleurosaurus und Phygosaurus stammen aus der Tessiner und aus der lombardischen Trias, Neusticosaurus, Anarosaurus und Dactylosaurus aus der germanischen Trias und Psilotrachelosaurus aus der ostalpinen Trias von Kärnten.

Ferner ist das genaue stratigraphische Vorkommen der verschiedenen Pachypleurosauriden noch nicht abgeklärt.

IX. Anpassungstypus.

Über die Lebensweise und das Lebensmilieu von Pachypleurosaurus fehlen uns natürlich direkte Beobachtungen. Es lassen sich jedoch auf Grund des Körperbaues eines Tieres Schlüsse auf dessen Lebensweise und auf dessen Lebensraum ziehen; vgl. O. Abel: „Palaeobiologie“ (1911).

Auf die Lebensweise können wir schliessen aus dem Bau seiner Organe (Extremitäten, Schwanzverhältnisse, Schädel, Zähne etc.) — auf den Lebensraum aus der Gesamtform des Körpers, wobei verschiedene sogenannte Anpassungstypen in Frage kommen.

Wenden wir die palaeobiologische Methode für das Beispiel Pachypleurosaurus an. Folgende Fragen sind zu diskutieren:

I. Ist Pachypleurosaurus ein Land- oder Wasserreptil?

II. Welche Skelettelemente zeigen Anpassungserscheinungen an die Lebensweise und das Aufenthaltsmedium (Luft, Wasser)?

a) Anpassung an die Bewegungsart.
b) Anpassung an den Aufenthaltsort.
c) Anpassung an die Nahrungsweise.
d) Anpassung an den Kampf mit Artgenossen, Feinden und Futtertieren.

I. Ist Pachypleurosaurus ein Land- oder ein Wasserreptil?

Der Vergleich einer ausgesprochenen Landform mit dem Skelett eines Pachypleurosauriden und ferner mit einem unzweifelhaft stark ans Wasserleben angepassten Reptil, wie z. B. mit Plesiosaurus, zeigt uns klar, dass Pachypleurosaurus keine Landform sein kann. Folgende Kriterien sprechen für den bereits vollzogenen Übergang zum Wasserleben:

1. Die ventralen Elemente des Schultergürtels und des Beckens bestehen aus massiven Knochenplatten; das Schultergelenk und das Acetabulum sind weit lateralwärts verlagert.

2. Die Beweglichkeit des Gelenkes zwischen Humerus und Zygopodium ist eingeschränkt.

3. Ulna und Fibula zeigen mässige Verbreiterung.

4. Carpus und Tarsus sind grösstenteils knorplig; die knöchernen Elemente sind rundliche, platte Knochenscheibchen.

5. Die Endphalangen der Hand und des Fusses besassen wahrscheinlich keine Hornkrallen.

6. Der Gastralpanzer ist so schwer gebaut, dass er für ein Landtier hinderlich sein müsste.

7. Der Schwanz besitzt relativ hohe Processus spinosi. Die Dornfortsätze nehmen im ersten Drittel des Schwanzes an Höhe zu; gegen die Schwanzmitte werden sie wieder niedriger.

8. Das Skelett ist vielfach stark pachyostotisch verändert.

Das Fehlen einer Phalangenvermehrung, ferner die Tatsache, dass Pachypleurosaurus nicht nackthäutig, sondern fein beschuppt war, sprechen nicht gegen eine aquatile Anpassung.

II. Das Skelett als Anpassungsergebnis.

a) Anpassung an die Bewegungsart: Schwimmen.

Vergleicht man die Lokomotionsart verschiedener schwimmender Wirbeltiere, dann sieht man, dass nicht alle diese Tiere die gleichen Organe zur Fortbewegung im Wasser benützen. Bei den Fischen stellt der Schwanz mit der Schwanzflosse das wichtigste Lokomotionsorgan dar, die Brust- und Bauchflossen dienen als Gleichgewichts- und Steuerapparate, ebenso die Dorsalis als Steuerkiel. Bei höheren Vertebraten finden wir wiederum Formen, deren Hauptlokomotionsorgan der Schwanz und die Schwanzflosse darstellen, z. B. bei Ichthyosaurus, Delphin etc., wobei die Vorder- und Hinterextremität stark reduziert sein können und nurmehr als Gleichgewichts- und Steuerorgane funktionieren; bei anderen Formen werden nur die Extremitäten zur Lokomotion verwendet, der Schwanz wird kurz und nur in untergeordnetem Masse noch als Richtungssteuer verwendet. Es lassen sich hier eine Anzahl Varianten unterscheiden. In manchen Fällen, besonders bei schwanzlosen Tieren, arbeitet die Vorderextremität als Paddel, die Hinterextremität dient nur der Steuerung, z. B. bei Otaria, Pinguin. Bei der Seeschildkröte kann die Hinterextremität gelegentlich als Paddel verwendet werden. In anderen Fällen funktionieren die Hintergliedmassen zusammen mit dem Schwanz als Lokomotionsorgane, während die Vorderextremität die Funktion der Steuerung übernimmt.

Bei den Sauropterygiern, insbesondere bei den schon weitgehend angepassten Plesiosauriden werden sowohl die Vorder- wie auch die Hinterextremität als Paddel verwendet; der relativ kurze Schwanz dient als Steuer. Die übrigen Sauropterygier, besonders die Nothosauriden, welche auf einer noch primitiven Spezialisationsstufe stehen, zeigen in dieser Beziehung anscheinend wechselnde Verhältnisse (s. w. u.).

O. Abel hat gezeigt, dass es offenbar gleichgültig ist, ob eine Flosse lang und schmal, oder aber kurz und breit ist, dass die Fläche der Flosse, nicht deren Form massgebend ist. O. Abel gibt (Palaeobiologie, pag. 185ff.) eine Zusammenstellung der verschiedenen Wege der Flossenverbreiterung, Flossenverlängerung und Flossenversteifung.

Pachypleurosaurus besitzt relativ schmale und sehr lange Flossen. Dennoch weisen einige Merkmale daraufhin, dass auch hier eine Verbreiterung angestrebt wurde. Bei den ältesten Funden aus dem „Tetto nuovo" sind die Verhältnisse weniger deutlich als bei den jüngsten aus der Fundstelle „Alla Cascina"; es lässt sich auch feststellen, dass sich in dieser Zeitspanne eine beträchtliche Spezialisation vollzogen hat. Eine bescheidene Verbreiterung der Vorderextremität wurde bei Pachypleurosaurus dadurch erreicht, dass der Humerus distal sehr stark verbreitert ist, ferner dadurch, dass die Ulna in ihrer ganzen Länge zu einem gleichmässig breiten (rechteckigen), dorsoventral abgeplatteten Knochen umgewandelt wurde. Der Carpus war zum grössten Teil knorplig. Die beiden knöchernen Elemente der proximalen Carpalreihe sind rundliche Knochenscheiben, welche nur geringe Dicke besitzen. Eine Hyperdactylie konnte nicht beobachtet werden; dagegen ist der Metacarpus I verbreitert. Die Hinterextremität zeigt nur im Zygopodium und Autopodium eine gewisse Verbreiterung. Die Fibula ist wie die Ulna abgeplattet, dazu aber noch gekrümmt. Dadurch entsteht ein Spatium interosseum, welches distal offen bleibt; hier sind auch die Tarsalknochen etwas flächenhafter als bei der Hand. Der Metatarsus I ist nicht so stark verbreitert wie bei der Hand. Die Metatarsalia und Phalangen sind an sich grössere und stärkere Knochen, so dass die Fussfläche wesentlich grösser ist als die der Hand.

Unter dem Titel: „Verschiedene Wege der Flossenverlängerung" schreibt O. Abel folgendes: „Die Verlängerung der Flossen kommt bei Reptilien und Säugetieren niemals in der Weise zustande, dass die Finger oder Zehen ihre ursprüngliche Länge beibehalten und die proximalen Abschnitte der Extremitäten verlängert werden."

Die Verlängerung der Vorderextremität wurde bei Pachypleurosaurus dadurch erreicht, dass sich der Humerus und das Zygopodium verlängert haben, während die Metacarpalia und Phalangen ihre ursprüngliche Länge bewahrt haben. Eine Hyperphalangie findet sich nicht vor, sondern im Gegenteil eine Phalangenreduktion. O. Abel schreibt weiter:

„Stets trifft die Verlängerung die Hand oder den Fuss allein; wenn die Unterarmknochen in einigen Fällen auffallend lang und schmal sind (Balaenopteriden), so ist dies keine neue Anpassung an das Wasserleben, sondern eine Vererbung aus einer Zeit, da die Cetaceen noch längere Unterarmknochen besassen (z.B. Zeuglodon). Bei den Balaenopteriden ist der Humerus verkürzt wie bei den Balaeniden, aber der Unterarm hat seine primitiven Proportionen beibehalten. Der weitaus am häufigsten eingeschlagene Weg zur Flossenverlängerung ist die Vermehrung der Finger- und Zehenglieder durch Teilung der vorhandenen Phalangen oder durch Neuanlage am Ende der Phalangenreihe."

Es ist nun naheliegend anzunehmen, dass auch im Falle Pachypleurosaurus der lange Humerus und das ebenfalls sehr lange Zygopodium nicht als Anpassungserscheinung zu deuten sind, sondern gleichfalls, wie es Abel bei den Balaenopteriden zeigt, ursprüngliche Merkmale darstellen.

Dass dem nicht so ist, zeigen die Funde höheren geologischen Alters, z. B. aus den Horizonten des „Tetto nuovo". Bei diesen Tieren ist der Humerus wesentlich kürzer. Die Funde, welche aus Schichten zwischen diesen Horizonten stammen, bestätigen, dass effektiv eine Humerus- und Zygopodialverlängerung stattgefunden hat (Fig. 44).

An der Hinterextremität von Pachypleurosaurus ist keine Flossenverlängerung zu beobachten, dagegen eher eine Verkürzung, indem die Länge des Femur reduziert wurde, wie es typisch ist für die meisten Wirbeltiere, welche sekundär zum Wasserleben übergegangen sind. Eine besondere

Verlängerung der Metacarpalia und der Phalangen ist nicht zu beobachten, ebenso keine Hyperphalangie, sondern, wie an der Hand, eine Phalangenreduktion.

Eine Extremität, welche zu einer Flosse umgebildet wird, gewinnt an Funktionsfähigkeit, je mehr die Beweglichkeit der einzelnen Gliedmassenabschnitte gegeneinander durch irgendwelche Einrichtungen gehemmt wird.

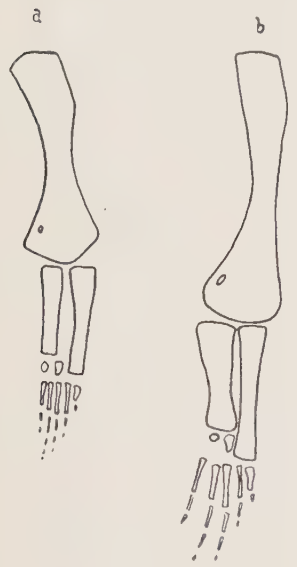

Fig. 44. Vorderextremitäten von Pachypleurosaurus: a = Ex. 14, b = Ex. 15, in nat. Grösse. Vgl. Text.

Bei Pachypleurosaurus ist dieser Versteifungsprozess der Extremitätengelenke noch nicht gänzlich vollzogen. Eine, wenn auch geringe Bewegungsmöglichkeit war höchstwahrscheinlich im Ellenbogengelenk noch gegeben, während das Kniegelenk noch keine sichtliche Versteifung erfahren hat.

Aus dem jetzigen Zustand der Gliedmassen von Pachypleurosaurus lässt sich erkennen, auf welche Weise eine Versteifung der Flossen angestrebt wird. In diesem Punkte stimmt Pachypleurosaurus überein mit den meisten höheren Wirbeltieren, welche zu Flossen umgewandelte Gliedmassen besitzen, nämlich nach Abel: „Durch Drehung, Abflachung und Einordnung aller einzelnen knöchernen Gliedmassenelemente in die Flossenebene".

Zusammenfassend lässt sich sagen: Pachypleurosaurus stellt ein Reptil dar, welches zum Wasserleben übergegangen ist, und in Anpassung an die neue Lokomotionsweise seine Beine zu Flossen umgewandelt hat. Der Weg zur Erreichung einer Flossenverlängerung ist aber bei der Vorderextremität verschieden von allen bisher bekannten Typen. Dadurch, dass uns eine sehr grosse Zahl von Individuen, welche ihrerseits aus Fundstellen von verschiedenem geologischem Alter stammen, vorliegen, lässt sich beweisen, dass hier der proximale Abschnitt der Extremität eine Verlängerung erfahren hat (siehe Fig. 44); bei den übrigen Formen wurde eine Flossenverlängerung durch die Verlängerung des distalen Abschnittes der Extremität erreicht.

Aus dem verschiedenen Bau der Vorder- und der Hinterflosse der Pachypleurosauriden lässt sich schliessen, dass nicht beide Flossenpaare zu gleichartiger Paddelbewegung verwendet wurden, wie z. B. bei den Plesiosauriden. Die Art des Schwimmens der Pachypleurosauriden war wohl eher der Schwimmbewegung rezenter Krokodilier ähnlich. Die Vorderflossen wurden vielleicht als Steuer- und Gleichgewichtsorgane verwendet, während der Schwanz und die Hinterextremität die eigentlichen Schwimmbewegungen ausführten. Die in der relativ kurzen geologischen Zeitspanne beobachtete starke Verlängerung der Vorderflosse lässt eher auf eine spezielle, wichtige Funktion dieser Gliedmasse schliessen.

b) Anpassung an den Aufenthaltsort.

Das Anisikum der südalpinen Trias, besonders des Mt. S. Giorgio-Gebietes, baut sich zum grössten Teil auf aus praktisch sterilen Dolomiten. Nur im obersten Teil des Anisikums sind zwischen die Dolomithorizonte mehr oder minder mächtige Bitumenlagen eingeschaltet. Diese Zone wurde von A. Frauenfelder (1916) als Grenzbitumenhorizont bezeichnet. In diesem Horizont sind sowohl die Dolomitbänke wie die Bitumina fossilführend.

Das anschliessende Ladinikum wird im unteren Teil hauptsächlich von gebankten Dolomiten gebildet; der Hauptteil des Ladinikums besteht jedoch aus gutgebankten Kalken, den unteren und oberen Meridekalken. Diese beiden Einheiten sind durch ein ca. 10 m mächtiges Dolomitband getrennt (FRAUENFELDER, 1916).

Die Fauna des Grenzbitumenhorizontes ist folgende:

Wirbellose:			Daonellen		
			Ceratiten		häufig
			Gastropoden		
Vertebraten:					
	Fische:		Selachier	Acrodus	häufig
				Hybodus	selten
			Ganoiden	Colobodus	
				Saurichthys	häufig
				Birgeria	
				weitere kleine Ganoiden	
	Reptilien:	pelagisch:	Mixosaurus		häufig
		littoral:	Paraplacodus		nicht sehr selten
			Cyamodus		selten
			Nothosauriden		selten
		Landformen mit Beziehungen zur Küste:	Tanystropheus		vereinzelte Funde
			Macrocnemus		sehr selten

Dazu kommen noch weitere Reptilfunde, deren Präparation noch nicht abgeschlossen ist. Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. B. PEYER handelt es sich teils um mutmassliche Placodontier, teils um Sauropterygier, also um Formen, deren Lebensraum ins Litoral zu stellen ist.

Die Fauna des Ladinikums ist gegenüber der des Grenzbitumenhorizontes ärmer an Formen:

Wirbellose:	Cephalopoden, Gastropoden			selten
	1 Exemplar eines wahrscheinlich eingeschwemmten Seeigels			
	Muscheln			(nicht häufig)
Wirbeltiere:	Fische:	(Ganoiden):	Saurichthys	
			weitere kleine Ganoiden	häufig
	Reptilien:	litoral:	Pachypleurosaurus	häufig
			Ceresiosaurus	nicht selten
		Landformen:	Macrocnemus	sehr selten

Es ist vor allem auffallend, dass die rein pelagischen Formen fehlen, dass umgekehrt aber auch wieder Reptilien wie Macrocnemus vorkommen. Muscheln und dergleichen sind ausserordentlich selten, so dass man sich auch das Fehlen der gründelnden litoralen Formen, z. B. der Placodontier, erklären kann. Der kräftige Knochenbau und der starke Gastralpanzer von Pachypleurosaurus und Ceresiosaurus sprechen sehr dafür, dass die Tiere in Küstennähe gelebt haben. Das

Sediment, in welchem die Tiere eingebettet sind, trägt mancherorts den Charakter von Wattenbildungen (Strandwellen, Trockenrisse).

In der relativ kurzen Zeitspanne, in welcher wir die Geschichte des Genus Pachypleurosaurus verfolgen können, zeigt besonders die Vorderextremität eigenartige Anpassungserscheinungen. Während bei allen übrigen Wirbeltieren, welche sekundär zum Wasserleben übergegangen sind, die Flossenverlängerung am distalen Ende der Gliedmassen vor sich ging, hat sich bei Pachypleurosaurus der Humerus verlängert. Da uns keine Funde von Pachypleurosaurus aus jüngeren Schichten vorliegen, wissen wir nicht, zu welchem Endstadium diese Flossenverlängerung geführt hat.

c) Anpassung an die Nahrungsweise.

Es ist schon lange bekannt, dass die Zähne und das Gebiss sich sehr stark an die Ernährungsart eines Tieres anpassen. Aus der Natur eines Gebisses lässt sich mit grosser Sicherheit auf die Ernährungsweise und auf die Art der Nahrung (durophag, malacophag) schliessen. Bei den Sauropterygiern ist das Gebiss sehr einförmig; spitzkegelförmige Zähne, oft längsgerieft, stecken in tiefen Alveolen. Die vorderen Zähne stehen etwas schräg nach vorne, die hinteren, kleineren stehen vertikal im Kiefer.

Bei Pachypleurosaurus ist die Schnauze nicht verlängert, und die Maxillaria reichen hinten nur etwa bis in die Mitte der Orbitae, nicht bis zu den Squamosa, wie z. B. bei den Simosauriern. Die Ausdehnung des Gebisses ist also bei Pachypleurosaurus relativ gering.

Ein solches Gebiss ist nicht dazu eingerichtet, Nahrungsteile zu zerkleinern. Es ist zweifelsohne das Gebiss eines Fleischfressers, welcher grössere Nahrungsteile ohne Zerkleinerung verschluckt. Seine Funktion besteht vor allem darin, Beutetiere zu ergreifen. Es ist nicht leicht, anzugeben, welche Beutetiere für Pachypleurosaurus in Frage kamen. Es muss sich um sehr kleine Tiere gehandelt haben, denn der Schädel ist im Vergleich zum übrigen Körper ausserordentlich klein (besonders auffällig bei grossen Individuen von 1 m und mehr!). Obschon wir über eine grosse Anzahl Koprolithen und Gewölle-ähnliche Gebilde verfügen, lässt sich die Zugehörigkeit zu den einzelnen Tierarten nur schwer feststellen. Ich habe bei keinem Exemplar von Pachypleurosaurus mit Sicherheit Mageninhalt beobachten können. Es scheint mir überaus wahrscheinlich, dass sich Pachypleurosaurus in der Hauptsache von irgendwelchen schalenlosen Wirbellosen, vielleicht auch von ganz kleinen Ganoiden, welche wir in diesen Schichten nicht selten finden und möglicherweise auch von Artgenossen ernährt hat. In vielen kleinen Koprolithen finden sich Pachypleurosauruswirbel und andere Skeletteile; der Grossteil der Koprolithen ist jedoch knochenleer. Der Häufigkeit nach zu schliessen, stammen beide Arten von Exkrementen von Pachypleurosaurus selbst her. In diesem Falle müssten wir Kannibalismus annehmen.

d) Anpassung an den Kampf mit Feinden und Artgenossen.

Als Feinde von Pachypleurosaurus kommen wahrscheinlich nur die Ceresiosaurier in Betracht. Es wurden eine Anzahl von grossen Koprolithen gefunden, welche ganz von Pachypleurosaurusknochen erfüllt sind. Diese Koprolithen dürften sicherlich von den Ceresiosauriern herstammen. Daneben weist eine grosse Zahl von kleinen Koprolithen, welche ebenfalls Knochenfragmente von Pachypleurosauriden enthalten, eventuell auf Kannibalismus hin. Das Skelett von Pachypleurosaurus zeigt keine speziellen Abwehrvorrichtungen für den Kampf mit Feinden.

X. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Osteologie.

Die Morphologie des Skelettes von Pachypleurosaurus konnte bis auf wenige Details, welche noch der Bestätigung durch bessere Funde bedürfen, abgeklärt werden. Die Formverhältnisse fast aller Skelettelemente von Pachypleurosaurus sind so beträchtlichen Variationen unterworfen, dass es nicht möglich ist, eine Norm herauszulesen.

Schädel.

Die Morphologie des Schädeldaches konnte vollständig ermittelt werden. Die Darstellung des Baues der Schädelhinterseite und der Schädelbasis bedarf noch der Bestätigung durch bessere Stücke.

Wirbelsäule.

Die Wirbelsäule von Pachypleurosaurus zeigt in ihrem Bau prinzipiell dieselben Merkmale, wie diejenige von anderen Sauropterygiern. Die wesentlichen Differenzen beruhen zum grössten Teil auf dem verschiedenen Grad der pachyostotischen Veränderung der Wirbel, so dass in der taxonomischen Verwertung von Formunterschieden bei Wirbeln von Nothosauriden grosse Vorsicht geboten ist. Die Wirbelzahl innerhalb der verschiedenen Regionen variiert ganz bedeutend. Die Wirbelzahl bewegt sich:

in der Halsregion	zwischen	13	und	21	Wirbeln
„ „ Rumpfregion	„	17	„	23—24	„
„ „ Sacralregion	„	3	„	4	„
„ „ Caudalregion	„	ca. 40	„	50	„
„ „ Praesacralwirbelsäule	„	32	„	42	„

Die Querfortsätze sitzen bei den vorderen Halswirbeln als zweiteilige Parapophysen seitlich am Wirbelzentrum. Weiter hinten erheben sie sich, um in der vorderen Rumpfpartie als einheitliche Diapophysen die höchste Lage am Bogen zu erreichen. In der Sacralregion greifen die Querfortsätze wiederum auf das Zentrum über. Im Schwanzgebiet sind sie als einfache Parapophysen ausgebildet.

Bei den Funden aus „Alla Cascina“ besteht zwischen den Wirbeln des Rumpf-, Sacral- und vordersten Caudalabschnittes eine schwach entwickelte Zygosphen-Zygantrumverbindung.

Rippen.

Die Formverhältnisse der Rippen sind sehr wechselnd. Es konnte das Verhalten der Rippen im ganzen Gebiet der Wirbelsäule ermittelt werden. Die Halsrippen sind mit Ausnahme der Atlas- und Epistropheusrippen zweiköpfig, alle übrigen Rippen sind einköpfig.

Gastralia.

Diese dermalen Knochen bedecken die ganze Ventralseite des Thorax; jede Querspange besteht aus einem unpaaren Mittelstück und je einem seitlichen Stück.

Haemapophysen.

Die Form der Haemapophysen wechselt; die ersten zwei Schwanzwirbel tragen keine Haemapophysen.

Schultergürtel.

Die ventralen Elemente des Schultergürtels stellen einen massiven Knochenring dar, welcher bei geologisch älteren Formen noch zarter gebaut ist als bei den geologisch jüngsten. In der Ontogenese lässt sich ein ähnlicher Prozess verfolgen. Die Form der einzelnen Elemente des Gürtels ist sehr variabel, besonders die Form der Interclavicula.

Vorderextremität.

Der Humerus stellt den variabelsten Knochen des ganzen Skelettes dar. Das Zygopodium ist so formkonstant, dass die Ausbildung und Anordnung von Radius und Ulna für Pachypleurosauriden charakteristisch sind. Im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren, welche sekundär zum Wasserleben übergegangen sind, hat sich bei Pachypleurosaurus die Flossenverlängerung im proximalen Teil der Vorderextremität vollzogen. Der Humerus kann kürzer sein als das Femur oder aber fast doppelt so lang wie das Femur.

Becken.

Der Beckengürtel zeigt ähnliche Anpassungserscheinungen ans Wasserleben wie der Schultergürtel.

Hinterextremität.

Die Hinterextremität ist bei Pachypleurosaurus viel formkonstanter als die Vorderextremität.

Hautreste.

Von den beiden beschriebenen Hautresten zeigt der eine kleine imbrizierende Schuppen, der andere nichtimbrizierende Schuppen, ähnlich denjenigen in der vorderen Schwanzregion von Monitor.

Kadaverstellung.

Die häufigste Kadaverstellung von Pachypleurosaurus gleicht der Schwimmstellung eines langsam schwimmenden Krokodiliers: die Vorderextremität ist eng an den Thorax angelegt, die Hinterextremität steht etwas vom Körper ab. Die Unterkiefer sind bei fast allen Exemplaren mit dem Schädel in situ erhalten; bei keinem Individuum fehlt der Unterkiefer. Bei jungen Tieren zeigt der Schwanz oft Hakenwurf oder Endknäuel.

Meist sind die Skelette ganz und in gutem Zusammenhang, daneben finden sich viele isolierte Knochen.

Pachyostose und Osteosklerose.

An Hand einer grossen Anzahl von Dünnschliffen konnten folgende Verhältnisse festgestellt werden: Bei den geologisch älteren Pachypleurosauriden des San Giorgiogebietes keine Pachyostose, aber durchwegs osteosklerotische Veränderung des Skelettes (praepachyostotischer Zustand), bei den Formen aus den mittleren Schichten Höhepunkt der Pachyostose und der osteosklerotischen Veränderung des Skelettes, bei den Funden aus den obersten Schichten keine Pachyostose, dafür eine osteosklerotische Veränderung, welche von der an Funden aus den älteren und mittleren Schichten auftretenden Osteosklerose verschieden ist (postpachyostotischer Zustand).

Variationsbreite.

Fast alle Knochen des Pachypleurosauridenskelettes zeigen eine ungeahnt grosse Formvariation. Auch die Dimensionen der einzelnen Elemente bewegen sich innerhalb sehr weiter Grenzen; dasselbe gilt für die Wirbelzahlen. Diese Tatsache ist sicher für die Systematik der älteren Sauropterygier, wohl aber darüber hinaus für die Systematik fossiler Reptilien überhaupt von Bedeutung.

Systematik. Vergleich mit verwandten Formen.

Bei den Gattungen Pachypleurosaurus, Phygosaurus (lombardische und Tessiner Trias), Psilotrachelosaurus (ostalpine Trias), Neusticosaurus, Dactylosaurus, Anarosaurus (germanische Trias) konnten Differenzen, denen der Wert von Gattungsunterschieden beigemessen werden darf, nicht festgestellt werden. Ein Unterschied in der Zusammensetzung des Gastralapparates (bei Pachypleurosaurus je ein Seitenstück, bei Anarosaurus und Phygosaurus je zwei seitliche Stücke in jeder Spange) kann nur als Artunterschied bewertet werden. Alle übrigen Unterschiede, die zur Begründung der genannten Gattungen verwertet wurden, finden sich, soweit dies nach den Zeichnungen und Abbildungen beurteilt werden kann, auch bei dem sichtlich zu einer Gattung gehörigen Tessiner Material. Bei diesem sind die verschiedenen Formextreme durch so zahlreiche Übergangsformen miteinander verbunden, dass eine Abtrennung von einzelnen Arten sinnlos wäre. Es empfiehlt sich, die genannten, durch sehr unvollständige Reste vertretenen Gattungen noch beizubehalten, bis vollständigere Funde eine sichere Abklärung ermöglichen werden.

Anpassungstypus.

Pachypleurosaurus muss, namentlich auf Grund des Baues des Schultergürtels, zu den sekundär ans Wasserleben angepassten Reptilien gezählt werden. In der Art und Weise der Ausbildung einer Ruderpaddel unterscheidet sich Pachypleurosaurus von den übrigen Formen dadurch, dass die Verlängerung der ganzen Extremität durch eine Verlängerung des Humerus erreicht wird. Individuen aus den jüngsten Schichten haben einen wesentlich längeren Humerus als Individuen aus den älteren Schichten. Auch in der Ontogenese scheint eine Längenzunahme des Humerus aufzutreten; bisherige Feststellung an sechs neonaten oder embryonalen Exemplaren.

Literaturnachweis.

Abel, O. Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abh. der K. K. geol. Reichsanstalt in Wien. Bd. XIX, 2. Heft. Wien 1904.

— Die Stammesgeschichte der Meersäugetiere. Meereskunde, 1. Jahrgang, 4. Heft. Berlin 1907.

— Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1911.

— Die eozänen Sirenen der Mittelmeerregion. Palaeontographica. Bd. LIX, 1912.

— Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig 1919.

Assmann, H. Beiträge zur osteosklerotischen Anämie. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie und allgemeinen Pathologie. Bd. 41. 1907.

Baur, G. Bemerkungen über Sauropterygia und Ichthyopterygia. Zool. Anzeiger 1886.

Broili, F. Ein Sauropterygier aus den Arlbergschichten. Sitzungsberichte d. Bayr. Akad. d. Wiss., math.-nat. Abt., Jahrg. 1927.

Brühl, C. B. Das Skelett der Krokodilier. Wien 1862.

Cornalia, E. Notizie zoologiche sul Pachypleura Edwardsii Corn. Nuovo sauro acrodonte degli strati triasici di Lombardia. Giornale dell'J. R. Istituto Lombardo di Science Lett. de Arti Nuov. Ser. T. VI. Milano 1854.

Dames, W. Anarosaurus pumilio nov. gen. nov. sp. Zeitschrift der Deutsch. Geol. Ges., Bd. XLII. Berlin 1890.

Deecke, W. Über Lariosaurus und einige Saurier der lombardischen Trias. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Bd. 38. Berlin 1886.

— Die Fossilisation. Borntraeger. Berlin 1922.

Fraas, O. Simosaurus pusillus aus der Lettenkohle von Hoheneck. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg. 37. Jahrg. Stuttgart 1881.

— Neusticosaurus (Pachypleura) pusillus. Die schwäbischen Triassaurier u.s.w. Festgabe des K. Natural. Cabinet in Stuttgart zur 42. Versammlung d. d. geol. Ges. Stuttgart 1896.

Frauenfelder, A. Beiträge zur Geologie der Tessiner Kalkalpen. Eclog. Geol. Helv., Vol. XIV, Heft 2. 1916.

Gaupp, E. Das Lacrimale des Menschen und der Säuger und seine morphologische Bedeutung. Anat. Anzeiger, Bd. 36. 1910.

Gegenbaur, C. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.

Gürich, G. Über einige Saurier des oberschlesischen Muschelkalkes. Zeitschr. d. d. geol. Ges., Bd. XXXVI. Berlin 1884.

Hennig, E. Über patholog. und verwandten Erscheinungen bei fossilen Tieren. Berliner klinische Wochenschrift, 50. Jahrgang, II. Halbjahr. Berlin 1913.

Hoffmann, C. K. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, III. Abt. Reptilien. II. Echsen und Wasserechsen. Leipzig 1890.

Huene, F. v. Neue Beobachtungen an Simosaurus. Acta zoologica. Stockholm 1921.

— Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin 1922, bei Borntraeger.

Jaeckel, O. Über den Schädelbau der Nothosauriden. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde in Berlin. Jahrg. 1905.

— Über das System der Reptilien. Zool. Anzeiger, Bd. 35. Leipzig 1910.

Joest, E. Zur Frage der biologischen Einteilung der Missbildungen. Virchows Archiv für path. Anat. u. Phys., 234, 1921.

Kälin, J. A. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Krokodilidenschädels. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. 57. 1933.

Krause, R. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. II. Vögel und Reptilien. Berlin und Leipzig 1922.

Kühne, K. Über die Variation der Wirbelsäule, des Brustkorbes und der Extremitätenplexus bei Lacerta muralis Dum. und Bibr. und Lacerta vivipara Jacq. Morphol. Jahrbuch, Bd. 49. 1915.

Lydekker, R. Catalogue of the fossil Amphibia and Reptilia in the British Museum. (Nat. Hist.) Part. II London 1889.

Meyer, H. v. Faüna der Vorwelt. II. Saurier des Muschelkalkes. Frankfurt a/M. 1847—1855.

Meyer, W. Die Anfertigung histologischer Schliffe. Vierteljahresschr. f. Zahnheilkunde. 41. Jahrg. 1925.

Nopcsa, F. v. Über Dinosaurier. Centralblatt f. Mineralog. etc. 1917.

— Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. Anat. Anzeiger, Bd. 56. 1923.

— Die Familien der Reptilien, Fortschritte der Geologie und Palaeontologie. Berlin, Borntraeger 1923.

— Eidolosaurus und Pachyophis. Palaeontographica, Bd. 65. 1923/24.

— Fossilium Catalogus. Osteologia Reptilium fossilium et recentium. Berlin 1926.

Nopcsa, F. v. Palaeontological Notes on Reptiles. III. On some nothosaurian Reptiles from the Trias. Geologica Hungarica Ser. Palaeontologica T. Budapestini 1928.

— und Heidsieck, E. Über eine pachyostotische Rippe aus der Kreide Rügens. Acta Zoologica, Bd. XV. 1934.

Peyer, B. Über Pachypleurosaurus edwardsi Corn. aus der Trias der Tessiner Kalkalpen. Act. de la Soc. Helv. des Sci. Nat., 109e Session. Lausanne 1928.

— Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. III. Placodontia, Abh. d. schw. Pal. Ges., Vol. LI. Basel 1931.

— Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. IV. Ceresiosaurus, Abh. d. schw. Pal. Ges., Vol. LI. Basel 1931.

— a) Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. V. Pachypleurosaurus. Abh. d. schw. Pal. Ges., Vol. LII. Basel 1932.

— b) Saurierwirbel aus der Lettenkohle der Schambelen. Eclog. geol. Helv., Bd. 25, Nr. 2. 1932.

— Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. Abh. d. schw. Pal. Ges., Vol. LIII. Basel 1933. Vol. LIV. Basel 1934.

Regamey, S. Les caractères sexuels du Lézard (Lacerta agilis L.). Revue suisse de Zoologie, Bd. 42, Nr. 5. 1935.

Schimkewitsch, W. Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.

Schmidt, M. Die Lebewelt unserer Trias. Oehringen 1928. Hohenloh'sche Buchhandlung Ferd. Rau.

Schröder, H. Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias. Abh. d. K. Preuss. Geol. Landesanstalt, N. F., Heft 65. Berlin 1914.

Seeley, H. G. On Neusticosaurus pusillus, an Amphibious Reptile having Affinities with the Terrestrial Nothosauria and with the Marine Plesiosauria. Quart. Journ. Geol. Soc. Vol. XXXVIII. London 1882.

Seitz, A. L. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. Abh. d. Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akademie der Naturforscher, Bd. 87, Nr. 2. 1907.

Skuphos, Th. G. Über Partanosaurus Zitteli Skuphos und Microleptosaurus Schlosseri nov. gen. nov. sp., a. d. Vorarlberger Partnachschichten. Abh. d. K. K. geol. Reichsanstalt, Bd. XV. Wien 1893.

Steindachner, F. Die Schlangen und Eidechsen der Galapagos Inseln. Zool. Bot. Gesellsch. Wien (Festschrift). 1876.

Sternberg, C. Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und Pathol. Anatomie, 2. Aufl. Berlin 1933. F. C. W. Vogel.

Stöhr, Ph. Lehrbuch der Histologie. 12. Aufl. Jena 1906.

Strümpell-Seyfarth. Lehrbuch der speziellen Pathologie und Therapie der inneren Krankheiten. 31. u. 32. Aufl. Berlin 1934. F. C. W. Vogel.

Szymonowicz, L. Lehrbuch der Histologie. 6. Aufl. Leipzig 1930. Verl. Curt Kabitzsch.

Trümpy, E. Beitrag zur Geologie der Grignagruppe am Comersee (Lombardei). Eclog. Geol. Helv., Vol. 23. 1930.

Volz, W. Proneusticosaurus, eine neue Sauropterygier-Gattung aus dem unteren Muschelkalk Oberschlesiens. Palaeontographica, Bd. 49. Stuttgart 1902.

Weigelt, J. Rezente Wirbeltierleichen und ihre palaeobiologische Bedeutung. Leipzig 1927.

Wiedersheim, R. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1909.

Williston, S. W. Water Reptiles of the Past and Present. Chicago 1914.

Wilser, J. L. Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. Berlin 1931. Gebr. Borntraeger.

Watson, D. M. S. The Elasmosaurid Shoulder-girdle and Fore-limb. Proc. Zool. Soc. of London 1924, Part III.

Zittel, K. A. v. Handbuch der Palaeontologie. 1. Abt., Palaeozoologie, Bd. III. München und Leipzig 1887 bis 1890.

Zittel, Broili, Schlosser. Grundzüge der Palaeontologie (Zoologie). II. Abt., Vertebrata, 4. Aufl. München und Berlin 1923.

Curriculum vitae.

Am 19. November 1912 wurde ich in Winterthur als Sohn des Architekten H. Zangerl und der Hedwig geb. Widmer geboren. Ich besuchte in Winterthur die Primarschule und die zwei ersten Klassen des dortigen kantonalen Gymnasiums, um dann, zwecks Erweiterung der Sprachkenntnisse, zuerst im Institut Minerva in Zürich, dann in der Westschweiz (Nähe von Sion) und endlich in London je ein halbes Jahr Aufenthalt zu nehmen. Im Frühjahr 1929 besuchte ich wiederum das Maturität-Vorbereitungsinstitut Minerva in Zürich und bestand Ende Wintersemester 1930/31 das Maturitätsexamen. Die folgenden Studienjahre verbrachte ich ohne Unterbruch an der Universität Zürich. Seit Frühling 1933 widmete ich mich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. B. Peyer speziellen palaeozoologischen Studien, deren Resultate in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind.

Während des Studiums besuchte ich die Vorlesungen und Übungen folgender Herren: Prof. B. Peyer, Prof. K. Hescheler, Prof. J. Strohl, Prof. R. Staub, Prof. P. Niggli, Prof. A. Jeannet, Prof. E. Ackerknecht, Prof. E. Seiferle, Prof. H. Wehrli; Prof. O. Flückiger, Prof. A. D. Ernst, Prof. A. Däniker, Prof. P. Karrer, P-D Dr. Steiner.

Rainer Zangerl.

1

Schädel von Pachypleurosaurus Ex 71.
(Frontalansicht.)

Schädel von Pachypleurosaurus Ex 70.
(Frontalansicht.)

3

H. Linck, phot.

2

Schädel von Pachypleurosaurus Ex 74.
(Frontalansicht.)

Schädel von Pachypleurosaurus Ex 79.
(Ventralansicht.)

4

Tiefdruck Birkhäuser, Basel.